[Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.]

Die Entstehung der Nährzelle
und die Bedeutung derselben
für das wachsende Ei bei Forficula auricularia L.

Mit 4 Tafeln.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität zu Rostock

vorgelegt von

Friedrich Brauns
aus Hannover.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Rostock 1912.
Kommissionsverlag von H. Warkentien.

Referent: Professor Dr. Will.

Meinem lieben Vater

in Dankbarkeit.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553620_0075

Auf Grund der älteren Arbeiten über den Ursprung der zelligen Elemente des Insektenovariums hatte sich die mehrere Dezennien hindurch herrschend gebliebene Ansicht herausgebildet, dass im Endfach des Ovariums nur eine Art von Zellen vorhanden sei, die Keimzellen, welche nach drei verschiedenen Richtungen sich entwickeln sollten: einmal zu den Eizellen, dann zu den Nährzellen, wo solche vorhanden sind, und endlich zu den alle Eier umhüllenden Follikelepithelzellen. Diese Ansicht wurde 1886 durch die Arbeit Will's (60) über die Entstehung des Eies von Colymbetes fuscus gründlich erschüttert, indem er nachwies, dass nur die Eizellen aus solchen Keimzellen hervorgehen, während die Nährzellen vielmehr erst indirekt aus der Eizelle durch einen Knospungsprozess nach vorausgegangener Kernknospung ihre Entstehung nehmen. Wenn diese Erkenntnis sich damals dennoch keine Anerkennung verschaffen konnte, so lag es wohl hauptsächlich daran, dass im gleichen Jahre und in demselben Bande der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie eine umfangreiche Arbeit Korschelt's (33) über die Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums erschien, in welcher unter anderen auch die Ovarien der Dytisciden eine ausführliche Behandlung erfuhren, ohne dass Korschelt Vorgänge wahrgenommen hätte, wie Will dieselben in ausführlicher Weise beschrieb und abbildete. Vielmehr bestätigte Korschelt durchaus die ältere Auffassung von dem gemeinsamen Ursprung aller

drei Zellelemente aus den ursprünglich vorhandenen Keimzellen und wurde somit zum Retter der alten Lehre, welche um so fester gegründet erschien, als die zahlreichen Schüler Korschelt's im Wesentlichen durchaus die Ansicht ihres Lehrers bestätigten. Erst 15 Jahre später konnte Giardina (13) (1901) zeigen, wie recht Will mit seiner Ableitung der Nährzellen gehabt hatte, obwohl er noch nicht die karyokinetischen Vorgänge am Oocytenkern beobachtet hatte. Günthert[1]) (18), ein Schüler Will's, konnte dann die Beobachtungen Giardina's bestätigen und für sämtliche Dytisciden erweitern, so dass nun für diese Käfergruppe wenigstens der Ursprung der Nährzellen als Tochterelemente der ursprünglichen Keimzellen gesichert ist. Es ist nun wohl von vornherein anzunehmen, dass diese interessanten Vorgänge, welche namentlich von den beiden zuletzt genannten Autoren mit so hochwichtigen cytologischen Details geschildert wurden, nicht auf die kleine Gruppe der Dytisciden beschränkt sein konnten, und aus diesem Gesichtspunkte heraus empfahl mir Herr Prof. Will, einmal bei einem anderen Insekt auf ähnliche Vorgänge zu fahnden. Nach verschiedenen Versuchen wählte ich unseren gemeinen Ohrwurm (Forficula auricularia L.) als Objekt, einmal, weil mir das Material in reichlichem Masse zur Verfügung stand, dann aber, weil mir dieses Objekt besondere Vorzüge zu besitzen schien. Ausser grösseren Zellelementen hat bekanntlich Forficula nur eine einzige Nährzelle für jedes Ei und ausserdem jene charakteristischen, gelappten Kerne der Nährzellen, welche mir aussichtsvoll für die Frage der Beteiligung der Kerne an der Produktion von Nährmaterial zu sein schienen. Da sich aber ergab, dass die ersten Vorgänge der Eibildung sich bei Forficula schon im frühen Embryonal- und Larvenstadium abspielen, war es zur Erlangung eines lückenlosen Materials nötig, die Tiere künstlich zu züchten. In bezug auf die Züchtung und die damit verbundenen Lebenserscheinungen verweise ich auf den von mir erschienenen Aufsatz in den „Sitzungsberichten und Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock. Band III, 1911“ (7).

Methoden: Zur Untersuchung gelangten alle Stadien der Eibildung von der Oocyte bis zum ausgebildeten Ei kurz nach der Ablage. Als Konservierungsmittel gebrauchte ich anfangs

[1]) Debaisieux (10), welcher, angeregt durch die Arbeit Giardina's, ebenfalls die Eibildung von Dytiscus studierte, gelangt fast gleichzeitig mit Günthert zu denselben Ergebnissen.

konzentrierte Sublimatlösung, Sublimat-Essigsäure und Pikrin-Essigsäure; jedoch waren die erzielten Resultate nicht einwandsfrei. Es zeigte sich immer eine mehr oder weniger starke Schrumpfung der Kerne. Eine tadellose Konservierung ergab die Anwendung von Hermann'schem- und Zenker'schem-Gemisch. Besonders dem letzteren gebe ich den Vorzug, da die Präparate nach Behandlung mit der Hermann'schen Flüssigkeit immer eine starke Schwärzung aufwiesen, welche die Plasmafärbung sehr beeinträchtigte. Die Tiere wurden lebend unter der Konservierungsflüssigkeit geöffnet und das Ovarium freigelegt. Nach kurzer Einwirkung des kalten Gemisches brachte ich die Objekte in ein gleiches, welches auf 60—70° erhitzt war, und liess dann die Flüssigkeit langsam erkalten.

Die Schnittstärke beträgt 3—5 μ; dieselbe musste jedoch beim Schneiden der älteren Eier des hohen Dottergehaltes wegen auf 10—15 μ erhöht werden. Zum Färben der Schnitte verwandte ich Heidenhain'sches Hämatoxilin mit Lichtgrün und als Kontrollfärbungen Hamalaun-Orange G., Methylviolett-Orange G. und Dahlia-Orange G. mit gutem Erfolge.

Die Zeichnungen wurden unter Benutzung eines Zeiss'schen Mikroskops mit dem Zeichenprisma ausgeführt und zwar die jüngeren Stadien (Fig. 2, 4—31), sowie die Vorgänge am Nährzellkern (Fig. 47—58 b) mit dem Kompensations-Okular 12 und der Apochromat-Immersion 2 mm, die Figuren 32 und 33 a mit dem Kompensations-Okular 4 und der gleichen Immersion. Um ein vollkommenes Bild der Eibildung bis zur Eiablage zu geben, war es jedoch bei fortschreitender Entwicklung und der damit verbundenen Grössenzunahme der Objekte nötig, zu schwächeren Vergrösserungen überzugehen. Der weitere Entwicklungsgang ist daher in zwei Serien von Abbildungen zur Anschauung gebracht, von denen die erste (Fig. 33 b—42 a) mit Hilfe des Okulars 4 und dem Objektiv CC, die letzte (Fig. 42 b—45) mit dem Okular 2 und dem Objektiv CC dargestellt wurde. Zum Vergleich der Grössenverhältnisse ist die letzte Figur jeder Serie nochmals mit der Vergrösserung der nächstfolgenden gezeichnet (Fig. 33 a, b, 42 a, b).

Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane.

Der weibliche Geschlechtsapparat von Forficula auricularia, über den ich in der Literatur Angaben nicht gefunden habe, ist paarig angeordnet und besteht im Wesentlichen aus den beiden Eileitern mit den sich seitlich ansetzenden Eiröhren (Fig. 1). Die Eileiter vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ausführgang, welcher an der Unterseite des siebenten Abdominal-Segmentes ausmündet. Im Embryo findet man die erste Anlage des Ovariums auf der Dorsalseite zwischen Rückengefäss und Darm eingelagert. Mit zunehmender Entwicklung rücken die beiden Eileiterstämme an den Wandungen des Darmes allmählich nach unten und werden zu beiden Seiten desselben in den reichlich vorhandenen Fettkörper eingebettet. Ursprünglich auf das 3. bis 7. Abdominalsegment beschränkt, erstreckt sich der Geschlechtsapparat im ausgebildeten Zustande, namentlich kurz vor der Eiablage, fast durch die ganze Länge des Abdomens.

Die Zahl der in einen Eileiter einmündenden Eiröhren oder Ovarialtuben beträgt etwa 25, so dass im ganzen annähernd 50 Eiröhren vorhanden sind. Der innere Bau der Ovarialtube zeigt dieselben Verhältnisse wie bei den meisten Insekten. Man unterscheidet auch beim Ohrwurm in dieser Beziehung drei deutlich abgegrenzte Regionen, nämlich den Endfaden, die Endkammer und die eigentliche Eiröhre, die jedoch bei Forficula kaum diesen Namen verdient, da sie nur aus einer Eianlage gebildet wird. Ueber die erste Entstehung von Epithelzellen und Oogonien hat Heymons (29) für verschiedene Insekten, speziell auch für Forficula, genauere Aufschlüsse gegeben.

Der Endfaden wird nach diesem Autor im Embryo aus den visceralen Ursegmentwänden vom 1. Thoracal- bis zum 2. Abdominalsegment samt den dorsalen Abschnitten der Geschlechtsleiste gebildet. Er stellt nach der Art der Entstehung ein selbstständiges Gebilde dar, welches lediglich den Zweck hat, zur Suspendierung der Eiröhre zu dienen, indem sich das freie Ende um die an das Ovarium herantretenden Tracheenstämme schlingt.

Fig. 2 zeigt eine embryonale Eiröhre, welche einer etwa 3 Wochen alten Larve entnommen wurde. An der Uebergangsstelle des Endfadens (ef) zur Endkammer (ek) findet sich eine Anhäufung von länglichen, quergelagerten Epithelzellen, welche allmählich in die mehr runden Endfadenzellen übergehen. Aus diesem Uebergang der einen Zellform in die andere hat man auf einen gemeinsamen Ursprung geschlossen. Dass diese Annahme bis zu einem gewissen Grade berechtigt ist, haben ebenfalls die Untersuchungen von Heymons ergeben. In einem besonderen Kapitel über die Epithelzellen werde ich darauf noch näher eingehen.

Die Endkammer ist der Teil des Ovariums, in welchem die Differenzierung in Ei- und Nährzelle vor sich geht. In dem embryonalen Ovarium der Fig. 2 ist erst der Endfaden (ef) und die Endkammer (ek) allein zur Ausbildung gelangt; in der letzteren unterscheiden wir deutlich zwei verschiedene Zellformen, nämlich die grossen, runden Geschlechtszellen und die kleineren, nur in geringer Zahl vorhandenen, mehr länglichen Epithelzellen. Die Geschlechtszellen zeigen hier noch eine einheitliche Form, sind aber keineswegs, wie man erwarten sollte, die Oogonien, sondern stellen bereits, wie aus dem folgenden Kapitel sich ergeben wird, die jungen Oocyten dar. Ein späteres Stadium ist in Fig. 3 dargestellt, in der die Differenzierung in Ei- und Nährzelle schon eingetreten ist. Die grossen Zellen mit den chromatinhaltigen Kernen sind die Nährzellen (nz), während die kleineren mit hellerem Kerninhalt die Eizellen (ez) darstellen.

Die Epithelzellen (epz) bilden teils an beiden Enden der Endkammer eine grössere, pfropfartige Anhäufung, teils sind sie zwischen die anderen Zellformen eingestreut.

Schon aus der Arbeit von Korschelt (35) geht hervor, dass sich bei dem Ei von Forficula, im Gegensatz zu anderen Insekten, deren Eibildung mit Hilfe von Nährzellen vor sich geht, und bei denen die Eizelle immer von einer grösseren Anzahl dieser Zellform begleitet ist, nur eine Nährzelle für jedes Ei vorfindet.

Der folgende Abschnitt des Ovariums, die eigentliche Eiröhre oder Ovarialtube, entsteht nun dadurch, dass sich eine Eizelle mit der dazu gehörigen Nährzelle in den die Endkammer nach unten zu verschliessenden Zellpfropf einschiebt und durch Wachstum diesen Teil des Ovariums bedeutend vergrössert (Fig. 3). Dabei geht die Eizelle der Nährzelle voran und ist während der weitaus grössten Zeit der Entwicklung immer die kleinere von

beiden. Da in jeder Eiröhre nur ein Ei zur Ausbildung gelangt, ist die Ovarialtube verhältnismässig kurz. Es werden zwar noch mehrere Eier mit ihren Nährzellen angelegt, dieselben gelangen aber nur bis zu einem gewissen Stadium (Fig. 40) zur Entwicklung und werden dann zurückgebildet. Daher findet man dem reifen Ei immer noch Teile der degenerierenden Eianlagen anhaften, welche sich erst kurz vor der Ablage loslösen.

Durch das Einschieben der Eianlage in den Epithelpfropf und das gleichzeitige Wachstum derselben werden die Epithelzellen auseinander gedrängt und bilden so an den Wandungen der Eiröhre teils einen mehr oder weniger zusammenhängenden, einschichtigen Belag, teils an beiden Enden der Anlage einen Pfropf aus platten Zellen, welcher an den Polen den Verschluss gegen die angrenzenden Teile des Ovariums, respektive des Eileiters, bildet. Der Zellpfropf am unteren Ende der Eiröhre zeigt in seiner Mitte eine quere, ringförmige Einschnürung, in welche eine entsprechende Einziehung der Eileiterwandung hineingreift, so dass an dieser Stelle eine feste Verbindung beider Teile hergestellt wird. Beim Heranwachsen des Eies verschwindet der untere Zellpfropf nach und nach, indem die Zellen zur Bildung des Follikelepithels verwendet werden. Das ausgebildete Ei kann dann ungehindert in den Eileiter gelangen. Der obere Zellpfropf bildet eine dauernde Trennung der einzigen zur Ablage gelangenden Eianlage von der oberen, später der Rückbildung anheimfallenden, und wird erst, wie wir in einem der folgenden Kapitel sehen werden, mit dem Rest der Nährzelle vom ausgebildeten Ei getrennt.

Die ganze Eiröhre ist von einer dünnen, einschichtigen, aus platten Zellen gebildeten Membran, der Peritonealhülle (Fig. 3, p), umgeben, welche nach unten unmittelbar in die mehr blasigen Zellen des Eileiters übergeht.

Differenzierung von Ei- und Nährzelle.

Die Anlage der Urgeschlechtszellen hat Heymons (29) bei einem 22 Tage alten Ei von Forficula beobachtet. Er sagt darüber folgendes: „Gleichzeitig mit der Bildung der Paracyten findet am hinteren Eipole die Bildung der Genitalanlage statt. Es schiebt sich von dort eine grössere Anzahl von Zellen in den Dotter ein, die zwar anfänglich noch nicht von den Blastoderm-

zellen sich unterscheiden, aber bald durch ihre grösser werdenden hellen Kerne ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnen: es sind die Geschlechtszellen. Dieselben vermehren sich lebhaft durch weitere Teilung . . . . .", und an anderer Stelle: „Teilungsstadien von Genitalzellen sind nunmehr (zur Zeit des Auftretens der Ursegmente) ganz besonders häufig anzutreffen." Daraus geht hervor, dass die Vermehrungsteilungen der Urgeschlechtszellen, die sogenannten Oogonienteilungen, schon während des frühen embryonalen Lebens innerhalb der Eihüllen stattfinden.

Diese Angaben Heymons decken sich mit meinen eigenen Untersuchungen insofern, als ich in der jungen Larve keine Oogonienteilungen mehr nachweisen konnte. Wenn die Larve das Ei verlässt, ist die Vermehrungsperiode der Oogonien bereits beendet, und man findet infolgedessen in der Endkammer des Ovariums nur noch das Produkt der Oogonienteilungen, nämlich die Oocyten, vor. Fig. 2 stellt das Ovarium einer 3 Wochen alten Larve dar. In der bis jetzt allein zur Ausbildung gelangten Endkammer zeigen die grossen Geschlechtszellen alle die gleiche Struktur. Das Kerngerüst erscheint durch die aufgelagerten, fein verteilten Chromatinbröckchen dunkel und tritt dadurch deutlich hervor. In jedem Kern beobachtet man einen oder mehrere Nucleolen. Zu dieser Zeit der Entwicklung ist also noch keine Differenzierung in Ei- und Nährzelle eingetreten. Wir haben hier in diesen noch vollkommen gleichwertigen Zellen mit dem typischen ruhenden Kern die Oocyten vor uns, aus denen die beiden genannten Zellformen in nunmehr zu schildernder Weise entstehen.

Der Differenzierungsprozess wird dadurch eingeleitet, dass zunächst die Nucleolen, von denen ursprünglich im Kern der Oocyte nur einer vorhanden ist (vergl. auch Fig. 4), immer mehr zerfallen und schliesslich ganz gelöst werden. Das im vorhergehenden Stadium noch über das ganze Kerngerüst verteilte Chromatin beginnt auf den Gerüstfäden entlang gegen die Kernmitte zu wandern und eine mehr zentrale Lage einzunehmen (Fig. 5). Kerne auf diesem Uebergangsstadium sind höchst charakteristisch, weil sie nur die Kernmitte intensiver gefärbt erscheinen lassen, dagegen eine breite, ungefärbte Kernzone aufweisen, welche nur Kernsaft und das vom Chromatin entblösste, infolgedessen blass aussehende Kerngerüst zeigen. Indem die kleinen Chromatinkörnchen der Kernmitte miteinander verschmelzen, oder sich wenigstens bis zur

Berührung nahe rücken, entstehen Bilder wie die Fig. 6, in der die zentralen Gerüstfäden wie gleichmässig dicke Chromatinbalken erscheinen, die nur in den Knotenpunkten eine Verdickung aufweisen. Da dieses Stadium der Chromosomenbildung unmittelbar vorhergeht, dürfte es wohl einem Knäuelstadium entsprechen.

Die verdickten Knotenpunkte des Chromatingebälks sind keineswegs lediglich durch das Zusammenstossen der Chromatinbalken erzeugte Scheinbildungen, sondern Gebilde realer Natur, wie man schon an ihrer, bei starker Vergrösserung erkennbaren, kugeligen Form erkennt. Die Grösse dieser kugeligen Chromatinkörper nimmt auf dem nächsten Stadium (Fig. 7) schnell zu, und da man gleichzeitig hiermit ein Blasserwerden des Chromatingebälks wahrnimmt, dürfte der Schluss berechtigt sein, dass die kugeligen Körper aus Chromatinteilchen entstehen, welche aus den zentralen Gerüstbalken abwandern und sich in den Knotenpunkten sammeln. Schliesslich ist das gesamte Kerngerüst wieder frei von Chromatin und sämtliche chromatische Substanz des Kernes hat sich zu einer Anzahl rundlicher Körper, den Chromosomen, konzentriert, die in der Kernmitte ihren Platz haben und sich alsbald zur Aequatorialplatte anordnen (Fig. 8).

Die Oocyte tritt also in Teilung, und an den Polen der Spindel erkennt man deutlich die Centrosomen. Nach dem Stadium der Anaphase (Fig. 9) entstehen aus der Oocytenteilung zwei qualitativ und quantitativ vollkommen gleiche Zellen, deren jede wieder kugelige Chromosomen in unregelmässiger Verteilung aufweist (Fig. 10). Endfächer dieser Altersstufe zeigen meist die aus der Oocytenteilung hervorgegangenen Tochterzellen (Fig. 11) in grösseren Gruppen und völlig gleicher Ausbildung.

Vor der Frage nach dem Schicksal der beiden Tochterzellen handelt es sich zunächst darum, jeden Zweifel auszuschalten, dass es sich um eine Oocytenteilung und nicht etwa um die letzte Oogonienteilung handelt. Abgesehen von dem bereits von Heymons erbrachten Nachweis, dass sich die Oogonienteilungen schon während des Embryonallebens innerhalb der Eihüllen abspielen, bestünde doch noch die Möglichkeit, dass die eben geschilderte Teilung eine letzte, verspätete, durch eine lange Ruheperiode von der früheren geschiedene Oogonienteilung wäre. Dass dieses jedoch nicht der Fall ist, wird durch die Chromosomenzahl bewiesen.

Aus den Untersuchungen von Zweiger (62) geht hervor, dass die Chromosomenzahl der Spermatogonien von Forficula zwar

eine schwankende ist, im allgemeinen sich aber in den Grenzen von 24 und 26 hält. Herr Prof. Will teilt mir mit, dass nach seinen eigenen Untersuchungen zwar Männchen mit 24 Chromosomen in den Spermatogonien vorkommen, die Zahl 25 jedoch als Normalzahl zu betrachten ist. Jedenfalls muss hiernach den weiblichen Somazellen eine Zahl von durchschnittlich 26 Chromosomen zukommen. Wenn es mir nun selbst auch nicht gelungen ist, die Chromosomenzahl der in Frage stehenden Zellen durch exakte Zählungen positiv festzustellen, so kann ich doch mit absoluter Sicherheit behaupten, dass die auf die geschilderte Weise entstandenen Chromosomen bei weitem nicht die Zahl 24—26 erreichen. Vielmehr führten alle Zählungsversuche zu dem Ergebnis, dass die Chromosomenzahl über 13, dieses aber ist diejenige der Oocyten, keinesfalls hinausgeht. Wir haben es, wie dadurch bewiesen wird, in dem vorliegenden Falle nicht mit Oogonien, sondern bereits mit Oocyten zu tun.

Die Frage nach der Bestimmung der beiden aus der Oocytenteilung hervorgehenden Tochterzellen soll nun auf den folgenden Seiten eingehend behandelt werden, doch schicke ich zur Orientierung vorauf, dass das Schicksal ein verschiedenes ist. In beiden Tochterzellen beginnt eine Wiederauflösung der Chromosomen, allein die Art und Weise, wie dieselbe vor sich geht, ist eine zweifache und bahnt eine Differenzierung der beiden Tochterzellen an, von denen sich die eine zum Ei, die andere zur Nährzelle entwickelt.

Somit haben wir in dieser Oocytenteilung bei Forficula einen Vorgang vor uns, der durch Giardina (13) und Günthert (18) so eingehend für die Dytisciden beschrieben und als die Differentialmitose der Oocyte bezeichnet wurde. Das Interessante aber ist, dass sich bei Forficula der Vorgang sehr viel einfacher abspielt und zur Bildung zweier zunächst wenigstens durchaus gleichwertiger Tochterkerne führt, während bekanntlich bei Dytiscus der Kern der einen Tochterzelle ein Plus in Gestalt des Chromatinringes erhält, so dass hier die Teilungsprodukte also von vornherein ungleichwertig sind. Im Verlauf der vorliegenden Betrachtungen werde ich für den geschilderten Vorgang die einmal eingeführte Bezeichnung „Differentialmitose“ ebenfalls gebrauchen, obwohl sich der Begriff derselben mit Rücksicht auf Forficula, wie das Weitere ergeben wird, wesentlich gegenüber dem von Giardina und Günthert zugrunde gelegten verschiebt.

Betrachten wir zunächst die Entwicklung der einen zur Eizelle werdenden Tochterzelle.

Der Entwicklungsvorgang beginnt mit einer eigenartigen Veränderung an den im Kern unregelmässig zerstreut liegenden Chromosomen (Fig. 10—12, ez), von denen sich feine, staubförmige Teilchen loslösen, um auf dem Kerngerüst entlang zu gleiten. Die Abgabe von chromatischer Substanz seitens der Chromosomen wird bald so intensiv, dass dieselben wie von einem feinen Nebel umgeben erscheinen (Fig. 13). Hand in Hand mit dieser Substanzabgabe geht ein Zerfall der Chromosomenreste in kleinere Brocken, welche in die wolkige, sich allmählich über das ganze Kernlumen verteilende Substanz eingestreut sind (Fig. 13, 14). Nie konnte ich Bilder wahrnehmen, in denen die Substanz der Chromosomen völlig der Zerstäubung anheimgefallen wäre; vielmehr beobachtet man in allen Chromatinwolken stets einen Kern von einen oder mehreren Chromatinkügelchen, welche dem Zerfall entgehen (Fig. 13, 14), um sich später zu vereinigen und im Kern einen unregelmässig geformten Nucleolus zu bilden (Fig. 15—18, 47). Es handelt sich also um Diminuationsvorgänge, bei denen die Individualität der einzelnen Chromosomen gewahrt zu bleiben scheint.

Inzwischen hat sich die fein verteilte, chromatische Substanz zu einem Teil an der Peripherie der Kerne angesammelt und bildet hier einen zusammenhängenden Belag (Fig. 15). Wir haben demnach im Kern eine Sonderung des Chromatins in zwei verschiedene Portionen vor uns, wie dieselbe in ähnlichen Fällen schon häufiger beobachtet wurde, und zwar handelt es sich offenbar um die Scheidung der chromatischen Substanz in das Idio- oder Geschlechtschromatin, als welches der knollige Nucleolus anzusehen wäre, und die trophische Chromatinsubstanz, die im vorliegenden Falle den peripheren Belag und die sonst auf dem Kerngerüst zerstreut liegenden, winzig kleinen Chromatinteilchen bildet. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen tritt eine verschiedene Tinktionsfähigkeit der beiden Chromatinsorten ein, indem sich die abgesonderte, fein verteilte Substanz mit Heidenhain'schem Hämatoxilin bedeutend schwächer imprägniert und dadurch blasser erscheint. Andere Kernfarbstoffe (Borax- und Alaunkarmin), wurden sehr schlecht angenommen, was allerdings zum Teil wohl auf die Konservierungsmittel zurückzuführen ist. Jedenfalls aber ist die Tinktionsfähigkeit eine wesentlich schwächere geworden; ein Beweis dafür, dass

mit der Zerstäubung des Chromatins zugleich chemische Prozesse einhergehen.

Trat bis jetzt der Kontur des Kernes immer scharf hervor, so bemerken wir in der Folge, wie die Grenze zwischen Kern und Plasma undeutlich wird (Fig. 17) und bald ganz schwindet. Die Ursache dieser Erscheinung ist in dem Verhalten des zur peripheren Zone angeordneten Chromatins zu suchen, indem dieses, wahrscheinlich wiederum unter chemischen Veränderungen, mehr und mehr in dem Kernsaft sich fein zu verteilen, zum Teil zu lösen scheint, so dass die periphere Kernzone immer mehr dem umgebenden Plasma ähnlicher wird. Gleichzeitig erfolgt auch eine Lösung der Kernmembran, und die Kernzone wird zu einem Teil des Zelleibes (Fig. 16—18). Wenn während dieses Umwandlungsprozesses ein neuer, scharfer Kernkontur (Fig. 19) auftritt, so liegt dieser nicht an der Stelle des alten, sondern mehr nach dem Zentrum verschoben, und die feinkörnige Masse, welche ehemals dem Kern angehörte, befindet sich nun im Plasma selbst. Hier erfahren die ausgetretenen Chromidialsubstanzen eine immer weiter gehende Auflösung und scheinbar auch Ausbreitung (Fig. 20), bis dieselben in den Stadien von Fig. 21 ab, ohne eine Spur zu hinterlassen, verschwunden sind. Sie haben sich offenbar am Aufbau des Zelleibes beteiligt und wenn wir sehen, dass gleichzeitig mit dieser Verteilung das Plasma an Volumen relativ gewinnt (Fig. 20, 21), so ist dieses Wachstum wahrscheinlich zu einem Teil dem Einfluss der übergetretenen Chromidialsubstanz zuzuschreiben.

Der Prozess ist im wesentlichen der gleiche, wie derselbe sich nach Giardina und Günthert in den Nährzellen der Dytisciden abspielt, wo ebenfalls kontinuierliche, periphere Kernzonen sich zu Nährzellplasma umwandeln, obwohl in unserem Falle am Keimbläschen durch denselben Vorgang noch eine ganze oder teilweise Scheidung des Trophochromatins vom generativen Chromatin bewirkt wird. Die geschilderten Erscheinungen fallen aber auch vollkommen mit den Beobachtungen zusammen, welche Will (60) in seinen oogenetischen Studien am Keimbläschen der Dytisciden beschreibt. Nur ist hier der Vorgang wegen des viel grösseren Chromatingehaltes des Keimbläschens kein einmaliger, sondern ein nachhaltiger, indem während der ganzen Wachstumsperiode des Eies periphere Teile des Keimbläschens, teils in Form von konzentrischen Ringen (entsprechend dem einen Ring von Forficula), teils in unregelmässigen Kernbuchten (wie wir das am Nährzell-

kern von Forficula beobachten werden) zu Protoplasma umgewandelt werden, so dass schliesslich von dem riesigen Kern eines Dytiscus oder Colymbetes nur ein äusserst winziger Teil übrig bleibt, welcher in die Bildung der ersten Richtungsspindel übergeht (l. c. p. 359, 355, 353). Es handelt sich hier um nichts anderes als die Scheidung von Trophochromatin und Idiochromatin, welche Will bereits in ausführlicher Weise beschreibt, ohne freilich diese beiden Chromatinsorten nach ihrem verschiedenen Schicksal mit besonderen Namen zu belegen. Jedenfalls zeigt die Lektüre der Will'schen Arbeit, dass der Autor bereits die wesentlichen Grundzüge der modernen Chromidienlehre für die Eizelle entwickelt hat und sich der allgemeinen Bedeutung und Tragweite seiner Beobachtungen voll bewusst gewesen ist.

Nach der Entfernung der trophischen Chromatinsubstanz aus dem Kern ist das Gerüst desselben von Chromatin vollkommen frei (Fig. 19, 20); jedoch bald beginnt der zurückgebliebene Kernkörper sich ebenfalls teilweise zu lösen, indem derselbe in kleinere Kugeln zerfällt (Fig. 19, 20), von denen sich wiederum winzige Partikelchen loslösen, um im Kerngerüst suspendiert zu werden (Fig. 21). Die Hauptmasse der chromatischen Substanz bildet jedoch während der ganzen Zeit der Eibildung einen knolligen Nucleolus (Fig. 47), welchen man auch noch im reifen Ei nachweisen kann.

Wir kehren nun zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen (Fig. 10) zurück, um die Umbildung der zur Nährzelle werdenden Schwesterzelle zu verfolgen.

Konnten wir bei der Eizelle im Kern eine Sonderung des Chromatins in zwei besondere Arten beobachten, so tritt diese Erscheinung bei der Nährzelle überhaupt nicht ein. Der Differenzierungsprozess beginnt auch hier mit der Auflösung der Chromosomen, jedoch kommt es nicht wie im Kern der Eizelle zur Abscheidung einer aus staubförmigen, kleinsten Körnchen bestehenden wolkigen Substanz, die sich allmählich über das ganze Kernlumen verbreitet, sondern die gelöste Masse behält, indem dieselbe an dem Kerngerüst entlang gleitet, ein mehr homogenes Aussehen (Fig. 12, nz). Die Chromosomen werden allmählich ganz gelöst; da aber die Verteilung der chromatischen Substanz im Kern lediglich den Gerüstfäden entlang erfolgt, so entsteht eine Art Fadenstadium, wie es die Fig. 22, 23 u. 24 zeigen. Der anfangs solide, kontinuierliche Faden (Fig. 24), in welchem also beide Chromatinarten

vorhanden sind, zerfällt durch Querteilung in kleine Bruchstücke (Fig. 25—27). Die auf diese Weise entstandenen Teilstücke nehmen, indem der Zusammenhang des Fadens mehr und mehr gelöst wird, an Grösse zu und zeigen dann eine mehr eckige Form (Fig. 27). In der Folge beobachten wir nun eine intensive Vermehrung der Chromatinkörner, und zwar nimmt der Vermehrungsprozess ganz charakteristische Formen an, welche von jetzt ab bis zur vollkommenen Ausbildung der Nährzelle in fast allen Stadien zu beobachten sind. In Fig. 28, welche sich unmittelbar an Fig. 27 anschliesst, bildet die aus den einzelnen Körnern bestehende, chromatische Substanz im Kern einen zusammenhängenden, vom Kernsaft rings umgebenen Komplex. Während die meisten Körner noch die eckige Gestalt und einen einheitlichen Bau aufweisen, setzen sich andere aus vier kleineren, gleich grossen Körnchen zusammen und zeigen so das Bild von Vierergruppen oder Tetraden, welche dadurch entstehen, dass die ursprünglich homogenen Brocken in vier gleiche Bruchstücke zerfallen. Jedes Fragment wächst nach der Trennung dann wieder zu der ursprünglichen Grösse heran, und der Teilungsvorgang beginnt von neuem. Dieselbe Beobachtung machten Giardina (13) und Günthert (18) in den Nährzellkernen der Dytisciden. Nach Günthert (18) (p. 40) kommt es in den Kernen zur Ausbildung einer bestimmten Anzahl von Chromosomen; jedes dieser Chromosomen löst sich in vier gleich grosse, runde Körnchen auf und bildet auf diese Weise eine Tetrade. Auch hier wiederholt sich der Vorgang nach dem Zerfall der ersten Tetrade mehrere Male hintereinander in durch Ruhestadien unterbrochenen, plötzlich einsetzenden Perioden, so dass mehrere Tetradengenerationen zu unterscheiden sind. Bei Forficula hingegen ist der Vermehrungsprozess des Chromatins ein andauernder; man trifft daher in allen Altersstufen Vermehrungsstadien an, welche aber nicht wie bei den Dytisciden lediglich in der Bildung von Vierergruppen bestehen, sondern auch noch andere interessante Formen annehmen können. Wie aus den Fig. 28 und 29 ersichtlich ist, erscheinen neben Tetraden im Nährzellkern deutliche Dyaden, die ebenfalls aus den ursprünglich eckigen Körnern durch Zerfall in zwei gleiche Fragmente entstehen. Dadurch, dass die Teilprodukte noch eine Zeitlang vermittels eines Chromatinstäbchens miteinander in Verbindung bleiben, wird die charakteristische Hantelform gebildet (Fig. 29—31), bis schliesslich auch hier eine vollkommene Durch-

schnürung der beiden Teilhälften eintritt. Häufig stellen die Dyaden auch wohl nur ein Uebergangsstadium zur Tetradenbildung dar, indem nachträglich durch eine sekundäre Querteilung der beiden Teilstücke eine Vierergruppe entsteht; jedoch sind, besonders in älteren Kernen, Stadien nicht selten, welche nur Dyadenbildungen aufweisen (Fig. 48). Die Zahl der Chromatinkörner nimmt auf diese Weise rapide zu, aber auch das Volumen des Kernes wird beständig grösser, so dass im Stadium der Fig. 29 das Verhältnis zwischen Kernsaft und chromatischer Substanz, trotz der intensiven Vermehrung der letzteren, noch ungefähr dasselbe geblieben ist wie in Fig. 28. Dieser Zustand ändert sich jedoch in den folgenden Stadien (Fig. 30, 31) insofern, als das Chromatin den Kern immer vollständiger ausfüllt, sich gleichmässig auch über die bisher chromatinfreie Randzone ausbreitet und gleichzeitig der Kernsaft an Masse mehr und mehr zurücktritt. Die Chromatinvervielfältigung steigert sich bald in dem Grade, dass der Vermehrungsprozess der einzelnen Körner noch andere Formen, als die der geschilderten Dyaden und Tetraden annimmt. In den Kernen der Fig. 30 und 31 bemerkt man neben Dyaden und Tetraden andere eigenartige, sternförmige Körnchengruppen von mehr oder weniger regelmässiger Gestalt, welche analog der Dyaden- und Tetradenbildung, durch den Zerfall der Chromatinkörner in eine grössere Anzahl Teilstücke entstehen. Naturgemäss nimmt die Zahl der Körner durch den Zerfall dieser, als Polyaden zu bezeichnender Gebilde ungleich schneller zu als bisher, und bald ist infolgedessen der ganze Kern mit chromatischer Substanz erfüllt, während der Kernsaft, welcher in den vorhergehenden Stadien immer noch eine ansehnliche Ringschicht bildete, auf die Zwischenräume der einzelnen Körner beschränkt bleibt (Fig. 31). Den ganzen Kern durchzieht ein feines, achromatisches Liningerüst, in welchem die einzelnen Chromatingebilde suspendiert erscheinen.

Wie gesagt, lösen sich die meisten der eben geschilderten Polyaden auf, indem die einzelnen Körner sich im Kerngerüst verteilen; nur eine Körnergruppe hat eine längere Existenz und bildet durch Vermehrung nach und nach einen immer grösser werdenden Kernkörper oder Nucleolus, welcher sich durch zahlreiche Stadien (Fig. 32–39) erhält. Diese Anhäufung von Körnern kommt allem Anschein nach dadurch zustande, dass schon im Polyadenstadium ein neuer Teilungsprozess der einzelnen, die Polyade bildenden

Körnchen einsetzt, und indem dieser Vorgang sich häufiger wiederholt, schliesslich durch die enge Zusammenlagerung der einzelnen Chromatinbrocken ein Gebilde entsteht, welches, bei schwacher Vergrösserung betrachtet, in den jüngeren Stadien (Fig. 32, 33a, b) ein homogenes Aussehen zeigt. Untersucht man jedoch den Kernkörper mit stärkster Vergrösserung, so kann man leicht seine Zusammensetzung aus einzelnen Körnern feststellen (Fig. 31). Das weitere Schicksal des Kernkörpers werden wir in einem der nächsten Kapitel noch näher kennen lernen.

Vergegenwärtigen wir uns nun noch einmal die bisher verfolgten Ergebnisse, so besteht der wesentliche Unterschied in der Entwicklung von Ei- und Nährzelle in der verschiedenartigen Umwandlung der chromatischen Substanz des Kernes. Während der Kern der Eizelle einen Teil seines Chromatins an das Plasma abgibt und hauptsächlich das für seine späteren Funktionen wichtige Basichromatin zurückbehält, verbleibt im Kern der Nährzelle sämtliches Chromatin ungetrennt, um hier, wie wir noch sehen werden, später bei der Produktion von Nährmaterial eine wichtige Rolle zu spielen.

Nachdem die Differenzierung soweit fortgeschritten ist, legen sich je eine Ei- und Nährzelle zusammen und verlassen die Endkammern, indem die Eizelle der Nährzelle vorangeht (Fig. 3). Waren die beiden Zellen zu Beginn ihrer verschiedenartigen Entwicklung noch vollkommen gleich gross (Fig. 26, 13), so ändert sich dieses Grössenverhältnis bald, indem die Nährzelle anfangs schneller wächst und daher die Eizelle an Volumen bedeutend übertrifft (Fig. 32, 41). In der eigentlichen Eiröhre bilden die beiden Zellen dann ein zusammengehöriges Ganze. Ob es sich hierbei nun um zwei aus ein und derselben Oocyte hervorgegangene Zellen handelt, lässt sich, da zunächst wenigstens ein Zusammenhang der beiden Tochterzellen nicht ersichtlich wird, schwer entscheiden, zumal dieselben auch anfangs völlig gleiche Struktur zeigen, und die Endkammer in diesem Stadium grosse Komplexe der gleichförmigen Zellen aufweist. Zieht man dagegen die Verhältnisse bei Dytiscus zum Vergleich heran, wo im Gegensatz zu Forficula eine deutliche Verbindung der aus der Differentialmitose entstehenden Teilungsprodukte nachweisbar ist, so kann man auch wohl im vorliegenden Falle die Entstehung von je zwei zusammengehörigen Zellen aus ein und derselben Oocyte als sicher annehmen.

Die Zusammengehörigkeit der beiden Zellen kommt dadurch noch mehr zum Ausdruck, dass an der Berührungsstelle beider Zellen sehr bald (Fig. 46) eine Plasmaverbindung nachweisbar wird, so dass jedenfalls von diesem Zeitpunkt ab beide Zellen in engste Verbindung miteinander treten. Schon bei schwacher Vergrösserung (Fig. 32 folg.) erkennen wir, wie sich vom Follikelepithel her eine Epithellamelle zwischen Ei- und Nährzelle einschiebt, welche aber an der erwähnten Plasmabrücke halt macht. Genauere Auskunft gibt hierüber Fig. 46, welche ein gleiches Altersstadium wie Fig. 41 darstellt und nur mit wesentlich stärkerer Vergrösserung (Comp. Okular 4, homogene Immersion) gezeichnet wurde.

Dadurch, dass die Zellgruppe an Grösse bedeutend zunimmt, legt sich dieselbe dem Umfang der Eiröhre eng an, welche sie so ganz ausfüllt; dabei kann man beobachten, dass die Nährzelle die Eizelle nunmehr an Umfang bedeutend übertrifft.

Die äusseren Entwicklungsverhältnisse von Ei- und Nährzelle während der Wachstumsperiode.

Der ursprünglich stets runde Kern der Nährzelle (Fig. 31, 32, 33a, b) nimmt den grössten Teil der Zelle ein, so dass das Plasma auf eine schmale, periphere Zone beschränkt ist. Das Chromatin des Kernes ist in kleine, meist quadratisch erscheinende Bröckchen aufgelöst, welche das ganze Lumen ausfüllen. Die Entstehung dieser chromatischen Körnchen, sowie diejenige des im Kern vorhandenen, verhältnismässig grossen Nucleolus haben wir im vorigen Kapitel, p. 14, 15, kennen gelernt. Betrachten wir nun den Kern in einigen Folgestadien (Fig. 35 folg.), so bemerken wir, dass sich die Form desselben wesentlich verändert. Die Oberfläche, welche vorher einen glatten, scharfen Kontur zeigte, wird zackig und buchtig und erscheint mehr und mehr wie ausgefressen. Gleichzeitig ist die Grenze zwischen Kern und Plasma an diesen Stellen undeutlich geworden, jedoch treten alle diese Verhältnisse bei so schwacher Vergrösserung nicht genügend hervor, so dass wir dieselben später an der Hand von Spezialzeichnungen genauer studieren wollen. Allmählich tritt an einer Stelle eine sich immer mehr vertiefende Einbuchtung auf (Fig. 35, 36), welcher nach und nach mehrere andere folgen, bis schliesslich das Bild eines gelappten Kernes erscheint, wie es in den Fig. 37—39 dargestellt

ist. Ja, es nehmen diese Buchten bis gegen Schluss der Eibildungsperiode (Fig. 40—44) in einem Masse zu, dass der ganze Kern wie zerrissen erscheint, und auf Schnitten die Zusammengehörigkeit der einzelnen, getroffenen Kernlappen nur durch Verfolgung der ganzen Schnittreihe festgestellt werden kann.

Neben diesen Veränderungen am Kern schreitet eine rapide Grössenzunahme der ganzen Nährzelle einher, wie die Figg. 33 b bis 42 a, sämtlich mit gleicher Vergrösserung gezeichnet, auf den ersten Blick erkennen lassen. Der Parallelismus beider Erscheinungen wird sich später erklären, wenn wir den Anteil kennen gelernt haben, welchen der Nährzellkern am Wachstum der Nährzelle hat. An dieser Grössenzunahme der Nährzelle sind zwar sowohl Plasmaleib wie Kern beteiligt, doch fällt die Zunahme des Plasmaleibes ungleich mehr ins Gewicht.

Ihre absolut grösste Ausdehnung hat die Nährzelle in Fig. 43 erreicht. Dieselbe schliesst sich unmittelbar an Fig. 42 a, b an, ist aber, wie auch die späteren Uebersichtsbilder (Fig. 44, 45), der Raumersparnis wegen mit einer schwächeren Vergrösserung gezeichnet; um jedoch einen Vergleich beider Figuren zu ermöglichen, ist Fig. 42 a in 42 b noch einmal in demselben kleineren Maßstabe wiederholt, in dem Fig. 43 und die folgenden abgebildet sind.

Vom Stadium der Fig. 42 a, b ab erfolgt nun aber eine ausserordentlich rapide Abnahme des Volumens der Nährzelle. Die Reduktion derselben schreitet so lange fort, bis nur noch ein kleiner Rest von ihr vorhanden ist, welcher, wie Fig. 45 zeigt, nun wieder einen abgerundeten Kern mit einem sehr geringen Plasmabelag enthält. Dieser letzte Nährzellrest löst sich dann kurz vor der Ablage des reifen Eies von demselben los.

Die eben besprochenen Wachstumserscheinungen werden erst ihre Erklärung finden, wenn wir im nächsten Kapitel erfahren, dass die Nährzelle unter besonderer Beteiligung des Kernes ein Nährmaterial erzeugt, welches der Eizelle zugeführt wird. Solange die Stoffabgabe an das Ei hinter der Produktion dieses Nährmaterials innerhalb der Nährzelle zurückbleibt, muss die letztere ständig wachsen. Sobald aber mit dem Stadium der Fig. 43, 44 die Produktion von Nährsubstanz stagniert, muss bei fortdauernder

Substanzabgabe an das Ei ein rapider Schwund der Nährzelle die notwendige Folge sein.

Unterziehen wir nun die Wachstumsverhältnisse der Eizelle einer näheren Betrachtung, so können wir von vornherein feststellen, dass das Wachstum der Eizelle von Anfang an hinter demjenigen der Nährzelle bedeutend zurückbleibt. Das Keimbläschen füllt in den jüngeren Stadien (Fig. 32, 33 a, b) fast die ganze Zelle aus und ist von einem feinen Liningerüst durchzogen. Während der ganzen Zeit der Eibildung zeigt es einen knolligen Nucleolus, dessen Entstehung wir (p. 10) schon kennen gelernt haben. Anfangs an der Verbindungsstelle zwischen Ei- und Nährzelle gelegen, nimmt das Keimbläschen später den Winkel zwischen der Epithelwandung der Eizelle und der Scheidewand ein, welche sie von der Nährzelle abgrenzt (Fig. 39—43). um schliesslich im ausgebildeten Ei von der Nährzelle ganz abzurücken, die randständige Lagerung in der Nähe des oberen Eipoles beibehaltend (Fig. 44 bis 45). Waren die Grössenverhältnisse des Eikernes in den jüngeren Stadien ziemlich unverändert geblieben, (die geringen Grössenunterschiede, wie sie die Fig. 35, 36 zeigen, sind dadurch entstanden, dass der Schnitt nicht immer im grössten Durchmesser des Keimbläschens geführt ist), so macht sich von Fig. 41 ab eine konstante Zunahme des Volumens bemerkbar, bis die grösste Ausdehnung in Fig. 45 erreicht ist. Im Vergleich zur Volumenzunahme des Nährzellkernes ist, wie aus einem Vergleich der entsprechenden Figuren hervorgeht, das Wachstum des Keimbläschens jedenfalls ein ausserordentlich viel geringeres. Die Grössenzunahme ist auch viel minimaler, als das bei dem Keimbläschen mancher anderer Insekten der Fall ist, z. B. bei Colymbetes und Dytiscus nach den Schilderungen von Will (60).

Bedeutend intensiver als das Wachstum des Keimbläschens ist jedoch dasjenige des Plasmas und damit der ganzen Eizelle. Besonders nachdem der Nährzellkern die gelappte Form angenommen hat, tritt die Zunahme der Eizelle deutlich hervor (Fig. 40 folg.).

Durch die andauernde Substanzabgabe nimmt das Volumen der Nährzelle rapide ab, während die Eizelle in gleichem Masse an Grösse gewinnt. Die Eizelle ist anfangs, d. h. unmittelbar nach ihrer Anlage, der jungen Nährzelle gleich an Grösse, bleibt dann aber im Wachstum hinter der sich rasch vergrössernden Nährzelle bedeutend zurück, bis in Fig. 42 a, b wieder ein Stadium

erreicht ist, in welchem Eizelle und zugehörige Nährzelle annähernd die gleiche Grösse besitzen. Von diesem Zeitpunkt an überwiegt die Grössenzunahme des Eies (Fig. 43), und schliesslich entsteht ein Bild, wie es in Fig. 45 dargestellt ist. Gegenüber der mächtig ausgebildeten Eizelle ist die Nährzelle zu einem kleinen Gebilde zusammengeschrumpft, welches später bei der Eiablage an der Eileiterwandung zurückbleibt.

Die Follikelepithelzellen umhüllen anfangs, wie Fig. 32, 33a, b zeigen, Ei- und Nährzelle mit einem gemeinsamen Follikel, welcher aus einem flachen Epithel mit sehr vereinzelten Kernen besteht. Ein schwacher Fortsatz dieses Epithels schiebt sich auch von allen Seiten zwischen die beiden Zellen ein. Mit fortschreitender Entwicklung machen sich aber Vermehrungserscheinungen unter den Follikelzellen fast ausschliesslich an der das Ei umhüllenden Follikelhälfte bemerkbar. Infolgedessen nimmt der Eifollikel andauernd an Zahl der Zellen zu, welche sich gleichzeitig zu einem zusammenhängenden Zylinderepithel anordnen (Fig. 33—43). Im Gegensatz dazu unterbleibt die Zellvermehrung im Bereich des Nährzellfollikels nahezu ganz. Die wenigen, hier vorhandenen Kerne müssen sich daher bei dem rapiden Wachstum der Nährzelle über einen immer grösser werdenden Oberflächenbezirk verteilen (Fig. 41), so dass die Epithelumhüllung der Nährzelle mit zunehmendem Volumen derselben immer mehr der Beobachtung entschwindet; eine Erscheinung, welche zum Teil auch wohl auf einen tatsächlichen Schwund der ursprünglich auch hier vorhandenen Epithelzellen zurückzuführen sein wird. Erst nachdem die Bildung des Zylinderepithels an der äusseren Wandung des Eies fast vollendet ist, treten auch zwischen Ei- und Nährzelle einzelne Epithelzellen auf, welche bis zur plasmatischen Verbindung der beiden Zellen vorrücken, indem sie dieselbe umrahmen (Fig. 34 folg.) In den späteren Stadien (Fig. 45) nimmt diese bis dahin nur wenig zusammenhängende Schicht ebenfalls den Charakter eines geschlossenen Epithels an, so dass das Ei dann ganz von einer schützenden Hülle umgeben ist. Vermutlich entsteht dabei an der Stelle, wo die plamatische Verbindung von Ei- und Nährzelle bestand, am ausgebildeten Ei später die Mikropyle. Gegen Schluss der Eibildung, während der Bildung des Chorions, nimmt das Zylinderepithel des Eifollikels wieder Plattenzellform an, um später mehr und mehr zu zerfallen und kleine Epithelfetzen zu bilden, welche bei der Eiablage abgestreift werden.

Die Tätigkeit der Nährzelle und die Bedeutung derselben für das wachsende Ei.

Die Ansichten über den Zweck der Nährzellen oder Dotterbildungszellen, wie diese Zellform ursprünglich genannt wurde, sind lange Zeit sehr geteilt gewesen. Einige Forscher hielten dieselben lediglich für abortive Eier, denen keine ernährende Tätigkeit beizumessen sei, während andere schon frühzeitig geneigt waren, den Nährzellen, wie der Name sagt, eine ernährende Funktion zugunsten der Eizelle zuzuschreiben, ohne allerdings positive Beweise für diese Ansicht beibringen zu können. So stützte sich die Auffassung dieser Zellen als Nährzellen allein auf die Erscheinung, dass in den späteren Stadien der Eibildung die Grösse der Nährzellen etwa in demselben Masse abnimmt, wie die Eizelle sich vergrössert. Eine sichere Stütze gewann diese Annahme erst durch Korschelt (35), welcher Körnchenstrassen vom Nährzellfach ausgehend in das Ei bis in die Gegend des Keimbläschens verfolgen konnte.

Ueber die Art und Weise aber, wie dieses an das Ei abgegebene Nährmaterial von den Nährzellen produziert wird, erfahren wir auch von Korschelt wenig. In bezug auf Forficula beschränkt er sich darauf, (35) p. 35 zu sagen: „Wie in Fig. 102 wiedergegeben ist, finden im Nährfach sehr starke Ausscheidungen von Körnchen statt etc.“, und (35) p. 75 heisst es: „Die reiche Verzweigung des umfangreichen Kernes, welcher die ganze Zelle durchzieht und seine innige Berührung mit dem Zellplasma weisen auch bei der Nährzelle auf eine Anteilnahme des Kernes an der (sezernierenden) Tätigkeit der Zelle hin.“ Da Korschelt aber, trotzdem er die von Will am Keimbläschen von Colymbetes beschriebenen Vorgänge von Substanzabgabe an das Eiplasma als den Tatsachen entsprechend anerkennt, doch im allgemeinen die gelappten, verzweigten und gebuchteten Kerne, wie dieselben in lebhaft sezernierenden Zellen und so auch in den Nährzellen der Insekten vorkommen, als in amoeboider Bewegung begriffen ansieht, welche lediglich die Oberflächenvergrösserung des Kernes und eine innigere Berührung mit dem Plasma bewirkt, mit einer Stoffabgabe seitens des Kernes aber nichts zu tun haben soll, so denkt er sich die Entstehung des Nährmaterials jedenfalls in ganz anderer Weise, als dieses nach den Untersuchungen von Giardina (13), Günthert (18) und

den gleich von mir zu berichtenden Tatsachen in Wirklichkeit der Fall ist.

Erst die ausgezeichnete Arbeit von Giardina (13) aus dem Jahre 1901 hat uns in positiver Weise die Entstehung dieses Nährmaterials aus dem Nährzellkern bei Dytiscus einwandsfrei dargetan; eine Kenntnis, welche dann von Günthert (18) bestätigt und für die Gesamtheit der Dytisciden ausgebaut und vertieft wurde. Das Ergebnis ihrer Untersuchungen ist kurz folgendes: Während der ganzen Zeit der sezernierenden Tätigkeit der Nährzelle ist der Kern derselben mit Tetraden erfüllt; diese lagern sich an der Oberfläche des Kernes und teilen sich hier so, dass die eine Hälfte derselben in das Plasma übertritt, während die andere im Kern zurückbleibt. Da dieser Vorgang sich andauernd wiederholt, wird das Plasma mit Kernsubstanz mehr und mehr angefüllt, welche sich nachträglich zu Nährsubstanz umwandelt. Der Kern der Nährzelle giebt also in diesem Falle kontinuierlich Chromatinsubstanz an das Plasma in Gestalt von Chromidien ab.

Ich bin nun in der Lage, diese Vorgänge hinsichtlich der Chromatinabgabe des Kernes und des Ursprungs des Nährmaterials aus demselben für Forficula voll und ganz bestätigen zu können; wenn ich auch in bezug auf die Form der Chromatinabgabe zu anderen Resultaten gekommen bin, auf welche ich weiter unten noch näher eingehen werde. Die physiologische Funktion der Nährzelle beruht auch bei Forficula wesentlich auf diesen sich am Kern abspielenden Vorgängen. Wir wollen daher vorläufig die Strukturverhältnisse des Nährzellkernes weiter verfolgen und daran anschliessend der sezernierenden Tätigkeit desselben unsere Aufmerksamkeit widmen.

Schon in dem Kapitel über die Differenzierung von Ei- und Nährzelle haben wir die eigenartigen Strukturbilder im Kern der Nährzelle kennen gelernt, welche auch im Beginn der weiteren Entwicklung (Fig. 47—52) im allgemeinen dasselbe Bild zeigen. Der Nucleolus tritt uns, wie ein Blick auf die Uebersichtsfiguren 32—39 zeigt, in wechselnder Grösse entgegen. Aus einem Vergleich der Präparate gewinnt man jedoch die Ueberzeugung, dass der Kernkörper, nachdem er eine gewisse Grösse erreicht hat, der Auflösung anheimfällt, indem die Oberfläche sich auflockert, und die sich ablösenden Körnchen im Kernsaft zerstreut werden. Wie schon aus der Art seiner Entstehung hervorgeht, handelt es sich hier nicht um einen echten Nucleolus, infolgedessen bleibt

auch nach seiner Auflösung keinerlei Plastinunterlage zurück.

Ueberall ist auch in diesen älteren Stadien (Fig. 47—52) die chromatische Substanz in intensiver Vervielfältigung begriffen, so dass das ganze Kerninnere mit Teilungsfiguren erfüllt ist. Besonders tritt dabei die Dyadenbildung hervor, welche von der eben beginnenden Zweiteilung der Körner bis zur typischen Hantelform in die Erscheinung tritt (Fig. 47—49), und wir gewinnen daher den Eindruck, dass dieser Vervielfältigungsmodus vorläufig wenigstens durchaus der vorherrschende zu sein scheint. Neben den Dyaden können wir, wenn auch lange nicht in der Anzahl, Tetraden feststellen (Fig. 49), welche offenbar dadurch entstehen, dass sich die Hälften einer Dyade bereits vor der Trennung von neuem teilen. Beim Auseinanderrücken bleiben die einzelnen Körner der Tetrade dann noch einige Zeit durch längere Chromatinstäbe verbunden. Von Fig. 49 ab, welche dem Nährzellkern der Uebersichtsfig. 35 entnommen wurde, verschwindet die bis dahin mehr oder weniger kubische Gestalt der Körner; dieselben erscheinen alsdann regelmässig kugelig und sind durch ein deutlich sichtbares Fadenwerk von Lininsubstanz verbunden (Fig. 49—54). Gleichzeitig mit dieser Abrundung erfolgt eine allmähliche Grössenzunahme der Körner, bis dieselben in den Fig. 50—52 die Maximalgrösse erreicht haben. Die Strukturverhältnisse treten durch dieses Wachstum der Chromatinkörner noch schärfer hervor als bisher, wie die Fig. 50, 51, 52, von denen die beiden letzten die Bucht des Nährzellkernes der Uebersichtsfig. 36 bei stärkster Vergrösserung darstellen, deutlich zeigen. Auch in diesen Stadien überwiegt die Dyadenbildung bei weitem, besonders in Fig. 50, in welcher ausschliesslich dieser Vermehrungsmodus vorhanden zu sein scheint, während in den Fig. 51 und 52 neben den Dyaden auch typische Tetraden erkennbar sind. In den folgenden Stadien (Fig. 53, 54), welche stark vergrösserte Kernstücke der Uebersichtsbilder 37 und 39 darstellen, begegnen wir der für Forficula so charakteristischen Bildung von Polyaden von neuem. Wie aus den Uebersichtsfiguren hervorgeht, ist der Zerfall des Kernes der Nährzelle schon weit vorgeschritten (Fig. 39); ebenso hat die Umwandlung von Kernsubstanz zu Nährmaterial, wie wir im Verlauf der weiteren Betrachtungen sehen werden, in diesem Stadium ihren Höhepunkt erreicht. Da infolgedessen ein grosser Verbrauch an Chromatinkörnern stattfindet, dürfte die Polyadenbildung, welche einem

multiplen Zerfall der Körner den Ursprung verdankt, den Ausdruck für den äussersten Grad der Intensität der Chromatinvermehrung darstellen. Während es in Fig. 53 zu einer vollen Entfaltung dieser Vermehrungstätigkeit kommt, indem die Polyaden allmählich in einzelne Körner zerfallen, tritt in Fig. 54 bei den meisten dieser Chromatingebilde die vollkommene Trennung der entstandenen Teilungsprodukte nicht mehr ein. Die Körner scheinen vielmehr ineinander zu fliessen, und es macht sich so eine, in den folgenden Stadien noch mehr hervortretende Verklumpung der Polyaden bemerkbar, deren Ursache, zumal gleichzeitig auch eine auffallende Verfärbung des Chromatins eintritt (Fig. 55, 55 a), allem Anschein nach in chemischen Umformungen der chromatischen Substanz zu suchen ist: eine Annahme, welche bei der Betrachtung der sezernierenden Tätigkeit des Nährzellkerns eine weitere Bestätigung finden wird, indem nach dieser Umlagerung der chromatischen Substanz eine ganz andere Art von Stoffabgabe seitens des Kernes eintritt wie bisher. Infolge dieser immer weiter fortschreitenden Zersetzung der Chromatinfiguren nimmt das Kerninnere allmählich eine Struktur an, wie dieselbe in Fig. 55 dargestellt ist. Regellos im Kern zerstreut liegen grössere und kleinere, unregelmässig geformte Chromatinmassen, welche sich, wie ich schon erwähnte, mit Kernfarbstoff weniger intensiv imprägnieren, als die Kernfiguren der vorhergehenden Stadien und daher nicht mehr die tiefschwarze Färbung zeigen. Betrachtet man einen Teil des Kernes mit stärkster Vergrösserung (Fig. 55 a) (Comp. Okul. 18 u. Homog. Immers.), so bemerkt man in dieser durch die Auflösung entstandenen chromatischen Grundmasse noch deutlich die Reste der Chromatinfiguren in Gestalt von runden, schwarzgefärbten Körnchen, so dass man in vielen Fällen aus der Zahl und der Gruppierung dieser Körner feststellen kann, ob es sich bei der in Auflösung begriffenen Chromatinfigur um ein Dyade, Tetrade oder Polyade handelt (Fig. 55). Schliesslich verfallen aber auch diese letzten, tiefschwarzen Körnerreste der Auflösung, und aus jeder Chromatinfigur entsteht ein einheitlicher, meist rundlicher oder ovaler, chromatischer Körper von etwas blasserer Färbung, wie die frühere war. Die neu entstandenen Gebilde sind von verschiedener Grösse, welche davon abhängt, ob die Umwandlung sich an einem einfachen Chromatinkorn, oder an einer Dyade, Tetrade oder Polyade vollzog. Da diese aus der Umformung hervorgegangenen Chromatingebilde auch bei stärkster

Vergrösserung absolut homogen sind, ebenso von Anbeginn des Umwandlungsprozesses an die aus der Auflösung hervorgehende, blasser gefärbte Substanz der ehemaligen Dyaden etc. durchaus homogen erscheint, so handelt es sich hier nicht um eine Abgabe geformter Massen seitens der einzelnen Körner einer Chromatinfigur, sondern tatsächlich um eine teilweise Lösung, welche viel Aehnlichkeit mit einer Quellung hat.

Nach Abschluss dieses Verquellungprozesses lagern sich die durch denselben entstandenen homogenen, rundlichen Chromatingebilde ausschliesslich in die Ecken, d. h. die Vereinigungsstellen der Netzbalken des Kerngerüstes und lassen die übrigen, fädigen Teile desselben völlig frei (Fig. 56).

Ist die Umformung der chromatischen Substanz vollendet, so tritt ein allerdings nicht lange währendes Ruhestadium ein (Fig. 56); dann aber beginnt die Tätigkeit des Kernes von neuem, indem sich von den grossen Chromatinballen kleinere oder grössere Körner loslösen (Fig. 57, 58, 58a, 58b), welche, auf dem Kerngerüst entlang gleitend, den Weg zur Kernoberfläche nehmen. Jedenfalls sieht man, was in dem Stadium der Fig. 56 nicht der Fall war, von nun an die abgelösten Chromatinkörnchen nicht nur auf dem Kerngerüst, sondern auch in dichten Scharen an der Kernoberfläche und dem benachbarten Plasma liegen (Fig. 58, 58a, 58b). Die Grösse der sich loslösenden Körner ist verschieden und richtet sich im allgemeinen nach dem Ovarium, dem die Nährzelle angehört. In vielen Ovarien sind die Körnchen klein, wie in Fig. 57, 58, in anderen (Fig. 58a, 58b) um ein mehrfaches grösser. Während die Körner sich meist successive von den grossen Ballen ablösen (Fig. 58, 58a, 58b), hat es in anderen Fällen (Fig. 57) den Anschein, als ob ganze Ballen simultan in einen Haufen kleinster Chromatinkörnchen zerfallen.

Auf diesem Zustand bleibt der Nährzellkern bis zum Schluss stehen, so dass auch nach Aufhebung der Verbindung zwischen dem reifen, zur Ablage bereitem Ei und dem letzten Rest der Nährzelle der wieder abgerundete Kern der letzteren (Fig. 45) noch genau dasselbe Bild zeigt.

Während dieser Vorgänge im Inneren des Kernes der Nährzelle haben sich auch an der Oberfläche desselben sehr bemerkenswerte Veränderungen vollzogen, welche dadurch eingeleitet werden, dass der Kontur des ursprünglich runden Kernes (Fig. 32–34) zu-

erst an der der Eizelle zugekehrten Seite undeutlich wird und sich gleichzeitig eine sanfte, sich aber nach und nach immer mehr vertiefende Einbuchtung bildet (Fig. 35, 36). Dieser Vorgang wiederholt sich an mehreren Stellen der Kernoberfläche, und auf diese Weise erlangt schliesslich der Kern die gelappte Form, wie dieselbe in den Fig. 37 u. folg. dargestellt ist.

Es entsteht nun die Frage: Wie lässt sich diese Formveränderung des Nährzellkernes erklären?

Nach der Ansicht von Korschelt (35) kommt die Verzweigung des Kernes dadurch zustande, dass derselbe „Fortsätze aussendet" und so „eine amoeboide Form" annimmt, mit anderen Worten also der Kern amoeboide Bewegungen ausführt. Gegen diese Ansicht, welche auch von anderen Forschern vertreten wurde, wandte sich schon Will (60) in seiner Colymbetes-Arbeit, indem er den Nachweis führte, dass derartige mit Fortsätzen und Buchten bedeckte Kerne ihre abweichende Form nicht der amoeboiden Bewegung, sondern einer an der Oberfläche sich abspielenden Substanzabgabe den Ursprung verdanken. Ein rein äusserlicher Vergleich der Nährzellen in den Fig. 34 und 39 zeigt schon, dass es sich auch hier bei Forficula um keine Bewegung des Kernes handeln kann. In beiden Fällen ist das Volumen der ganzen Nährzelle ungefähr dasselbe geblieben, während der Kern der Fig. 39, die das ältere Stadium darstellt, im Vergleich zu dem runden Kern der Fig. 34 nicht nur relativ, sondern auch absolut kleiner geworden ist; denn die tiefen Buchten des gelappten Kernes, welche in diesem Stadium mit Zellplasma ausgefüllt sind, werden im Falle des runden Kernes noch von Kernmasse eingenommen. Es muss also von Fig. 34 zum Stadium der Fig. 39 ein Substanzverlust stattgefunden haben. In der Tat findet von nun an am Nährzellkern von Forficula eine ständige Abgabe von Kernmaterial an das Plasma statt, wie ja solche Prozesse in neuerer Zeit von Giardina (13) und Günthert (18) an den Nährzellkernen der Dytisciden beschrieben worden sind. Allerdings ist die Form, unter welcher sich der Vorgang bei Forficula abspielt, wie wir sehen werden, eine andere und schliesst sich vielmehr denjenigen Erscheinungen auf das engste an, welche Will (60) bereits im Jahre 1886 am Keimbläschen von Colymbetes fuscus eingehend schildert.

Auch beim Nährzellkerne wird der Vorgang durch einen Schwund der Kernmembran eingeleitet, wie das für die Nährzelle

von Dytiscus beschrieben wurde, und ich selbst es oben für das Keimbläschen von Forficula geschildert habe. Am Nährzellkerne von Forficula aber findet diese Auflösung der Kernmembran nicht an der ganzen Circumferenz statt, sondern tritt zunächst an vereinzelten Stellen ein. Hier sieht man dann Kern und Plasma ganz allmählich ineinander übergehen; eine Erscheinung, welche durch eine Umwandlung der oberflächlich gelegenen Chromatinkörner hervorgerufen wird. Diese lösen sich, an der Oberfläche beginnend und nach dem Inneren des Kernes allmählich fortschreitend, in dem Kernsaft auf, indem die sich auflösenden Chromatinkörner sich blasser und blasser färben und gleichzeitig auch an Grösse abnehmen. Auf diese Weise gewinnt die oberflächlich in Auflösung begriffene Kernzone in jeder Beziehung das Aussehen des umgebenden Zellplasmas, so dass man sich dem Schlusse nicht entziehen kann, dass die umgewandelte Kernzone zu einem Teile des Plasmaleibes geworden ist, letzterer also auf Kosten des Kernes eine Zunahme erfahren hat.

Dieser Anteil des Zellkernes an dem Wachstum des Zelleibes ist nun kein einmaliger, sondern nachdem der Prozess eingesetzt hat, ein dauernder, solange die Nährzelle überhaupt funktionsfähig ist.

Den Beginn des Vorganges sehen wir an den Fig. 48, 49. Obwohl derselbe hier erst in den ersten Anfängen begriffen ist, erkennen wir doch schon, wie infolge der geschilderten Veränderungen an dem membranlos gewordenen Kernbezirke eine zunächst flache Bucht entstanden ist, welche wir von zahlreichen, tingierten Körnchen mit verwaschenen Konturen erfüllt sehen, während das Eiplasma zu dieser Zeit sonst noch ganz körnchenfrei ist. Diese mattkonturierten Körnchen sind in verschiedenem Zustand der Auflösung begriffene Chromatinkörner und zeigen daher auch eine sehr verschiedene Grösse.

Von solchen Stellen ausgehend, an denen die Auflösung des Chromatins einmal eingesetzt hat, dringt der Prozess mehr und mehr in die Tiefe, immer die jeweils äussersten, noch unveränderten Chromatinkörner zuerst ergreifend. So wird eine ursprünglich flache Kernbucht tiefer und tiefer (Fig. 50—53), und gerade die sorgfältige Untersuchung solcher tieferer Kernbuchten, an denen der Prozess an Intensität gewonnen hat, gibt uns die beste Vorstellung von den Einzelheiten des Vorganges.

So sehen wir in Fig. 53, welche eine der Kernbuchten der Fig. 37 vergrössert darstellt, die aus der Umwandlung eines Kern-

abschnittes hervorgegangene Bucht erfüllt mit zahlreichen dunklen Körnchen. Dieselben sind meistens an Grösse den im Kern enthaltenen einzelnen Chromatinkörnern gleich, färben sich aber mit keinem der gebrauchten Kernfarbstoffe so intensiv, wie das bei dem unveränderten Kernchromatin der Fall ist. Nur am Grunde und an den seitlichen Grenzen der Kernbucht trifft man auch einige Körner, welche noch ganz die unveränderte Chromatintinktion bewahrt haben. Es handelt sich hier um Chromatinkörner, welche gegenüber ihren Nachbarn hinsichtlich der chemischen Veränderung im Rückstand geblieben und infolge der Umwandlung der benachbarten Körner in plasmatische Substanz selbst aus dem Kern in das Plasma geraten sind. Auch diese zurzeit noch chromatinähnlichen Körner erleiden übrigens dasselbe Schicksal wie ihre vorausgeeilten Genossen. Meist werden die Chromatinkörner des Kernes erst von dem Auflösungsprozess ergriffen, wenn sie aus dem Zerfall der Dyaden, Tetraden und Polyaden hervorgegangen sind. Jedoch kann es auch vorkommen, wie wir gleich sehen werden, dass ganze Dyaden und Tetraden infolge der Umwandlung von Kernmasse zu Plasma vom Kern abgeschnitten werden und in das Plasma gelangen. Die grösseren Ballen, welche wir in der Kernbucht der Fig. 53 vorfinden, dürften der Auflösung von Dyaden und Polyaden den Ursprung verdanken.

Fig. 52 zeigt einen der eben angedeuteten, ziemlich häufigen Fälle, wo eine ganze, noch tiefschwarz gefärbte Tetrade bereits im Plasma der Bucht gelegen ist, während wir in Fig. 51 eine andere neben einer Dyade bemerken, welche aber beide schon in der Auflösung und chemischen Umwandlung begriffen sind, wie ihre matte Färbung anzeigt.

Anscheinend verlaufen die Prozesse, welche zur Umformung des Kernmaterials in plasmatische Substanz führen, in der von Will (60) angegebenen Weise, dass sich das Chromatin im Kernsaft unter chemischen Veränderungen löst. Die anfangs in der Kernbucht vorhandenen Flecke verschwinden und es entsteht ein gleichmässig gefärbtes Plasma, welches aber wesentlich dunkler erscheint, als das Plasma der jungen Nährzelle, solange dieselbe noch keine Substanzzufuhr seitens des Kernes erhalten hat.

Da die Umwandlung der oberflächlichen Kernschichten nicht gleichmässig an der ganzen Peripherie des Kernes stattfindet, wie es bei den Nährzellen der Dytisciden und auch am jungen Keimbläschen von Forficula (cf. p. 10, 11, Fig. 15—18) der Fall

ist, sondern nur an lokal begrenzten Stellen der Kernoberfläche, wodurch die beschriebenen Plasmabuchten entstehen, so müssen natürlich zwischen benachbarten Buchten trennende Zungen von Kernmasse übrig bleiben, welche wir treffend als Kernzungen bezeichnen können. So hat schon Will (60) die ganze Kernoberfläche auf diesem Stadium mit einer Meeresküste verglichen, welche durch tief einschneidende Buchten mit dazwischen liegenden Landzungen reich gegliedert ist. Bei der durch die Brandung erfolgten Gliederung einer Meeresküste wird die Entstehung der in das Meer hineinragenden Landzungen durch die festere Bodenbeschaffenheit an diesen Stellen bedingt, welche dem zerstörenden Einfluss der Wellen grösseren Widerstand entgegensetzt, als die dazwischen liegenden, in Buchten umgewandelten Küstenstrecken. Hier am Kern dürfte die Ursache des Stehenbleibens der Kernzungen darin zu suchen sein, dass in ihrem Gebiet die chemische Umwandlung der Chromatinsubstanz des Kernes aus zurzeit nicht kontrollierbaren Ursachen im Rückstande geblieben ist, infolgedessen auch die Auflösung des Chromatins noch unterblieben ist.

Auch bei den Dytisciden sind, wie ich schon erwähnte, ähnliche Prozesse an den Nährzellkernen beobachtet worden. Die Umwandlung des Kerninhaltes vollzieht sich hier jedoch in gleichmässigen, konzentrischen Schichten, die sich allmählich von der Oberfläche des Kernes loslösen, so dass derselbe immer seine runde Form beibehält.

Die älteren Autoren haben die Wichtigkeit der eben geschilderten Vorgänge wohl erkannt und ganz richtig aus dem auffallenden Uebergang des runden Kernes in einen verzweigten auf eine intensive Tätigkeit desselben geschlossen; jedoch ist ihnen das Wesen der Umformung noch fremd geblieben. Der erste, welcher schon frühzeitig (1886) die Ursache dieser Formveränderung festgestellt hat, war Will (60), denn in seinen „Oogenetischen Studien“ gibt er ein ausführliches, mit den vorliegenden Untersuchungen vollkommen übereinstimmendes Bild von der Buchtenbildung am Eikern von Colymbetes fuscus, indem er p. 343 unter anderem folgendes sagt: „In Fig. 27 sehen wir an mehreren Stellen der Kernoberfläche solche Buchten, die alle durch Umwandlung der Kernmasse in Eiplasma an den betreffenden Stellen entstanden sind.“ Damit spricht Will (60), im Gegensatz zu der damals allgemein herrschenden Ansicht zum ersten Male offen aus, dass die gelappte Form des Kernes nicht, wie man annahm, durch amoeboide

Bewegung hervorgerufen wird, sondern durch einen teilweisen Zerfall entsteht. Uebrigens setzt auch schon Will (60) auseinander, dass zwischen einer Umwandlung zusammenhängender konzentrischer Kernschichten und der Buchtenbildung kein Unterschied besteht. Beide Erscheinungen sind in Wirklichkeit nur verschiedene Formen ein und desselben Vorganges.

Bisher bestand die vom Kern abgegebene Substanz in den kugeligen Zerfallprodukten der Chromatinfiguren; nachdem jedoch im Inneren des Kernes die Auflösung der Kernfiguren begonnen hat, und jene unregelmässigen Massen entstanden sind, welche wir bei der Besprechung der inneren Vorgänge schon kennen gelernt haben, werden auch diese an das Plasma abgegeben. In Fig. 55 liegen auf der Grenze zwischen Kern und Plasma grössere Brocken, während andere schon vom Plasma umgeben sind. Das Gerüstwerk des Kernes haftet diesen Brocken noch an, eine Erscheinung, welche man auch in den früheren Stadien (Fig. 48, 49, 52) bisweilen beobachten kann.

Nachdem aber im Kern die Konzentration des Chromatins in den ovalen Gebilden der Fig. 56 beendigt ist, tritt für kurze Zeit ein vollkommener Stillstand in der Abgabe von Kernsubstanz ein. Das Kerngerüst und ebenso auch die Grenze zwischen Kern und Plasma ist in diesem Stadium von Chromatin vollkommen frei. Erst wenn die kleineren oder grösseren Körner auf dem Kerngerüst erscheinen (Fig. 57, 58, 58a, 58b), beginnt die Produktion von Nährmaterial von neuem. Die Körnchen gelangen an die Kernoberfläche, um an dieser vorübergehend einen Körnchenbelag zu bilden (Fig. 57, 58, 58a, 58b), dessen Elemente sich von jetzt ab aber nicht mehr lösen, sondern sich intakt in das Plasma der Nährzelle begeben.

Zu dieser Zeit, wo im Ei die ersten Dotterelemente aufzutreten beginnen (Fig. 41, 42), hat sich das Plasma der Nährzelle ebenfalls verändert. Nach Lösung aller dem Kern entstammender Chromatinmassen beginnen im Nährzellplasma kleinste Körnchen aufzutreten, welche meist in den Ecken des plasmatischen Wabenwerks gelegen sind (Fig. 56, 57) und sich mit Haematoxilin-Heidenhain intensiv imprägnieren. Es sind die Anfangsstadien von Dotterkörnern, die auch in dieser Form durch die Plasmaverbindung zwischen Nähr- und Eizelle der letzteren zugeführt werden und an Grösse mit den im Ei produzierten kleinsten Dotterkügelchen übereinstimmen (Fig. 59). Diese winzigen Dottermolekel sind also

vom Plasma der Nährzelle ausgeschieden worden, zu einer Zeit, wo dasselbe infolge des Zerfalls des Kernes selbst mit den Derivaten des Chromatins im äussersten Grade angereichert war. Man kann daher wohl mit Sicherheit annehmen, dass diese Chromatinderivate in erster Linie an der Bildung der jungen Dotterkügelchen beteiligt sind, zumal auch die kleinen Dotterkörnchen einen Zuwachs seitens der kleinen Chromatinkörner erfahren, welche, wie wir in den Fig. 57 und 58 sehen, vom Kern an das Plasma abgegeben werden, sich also direkt vom Chromatin ableiten.

Ganz ähnliche Beobachtungen macht übrigens auch Reuter (51) bei der Eibildung von Pediculopsis graminum, indem er im Nährfach Dotter konstatiert, welcher der Eizelle zugeführt wird.

Mit der Produktion der kleinen, dotterähnlichen Körner und der Abgabe derselben an das Plasma ist die sezernierende Tätigkeit des Nährzellkernes beendigt.

Wir haben im Verlauf der bisherigen Erörterungen die Vorgänge in der Nährzelle und die damit verbundene Bereitung von Nährmaterial kennen gelernt. Wenden wir uns nunmehr der Betrachtung der eigentlichen nutritiven Funktion der Nährzelle und dem dadurch bedingten Wachstum der Eizelle zu.

Während wir in der Nährzelle schon früh eine lebhafte Tätigkeit beobachten können, welche sich auch äusserlich durch eine bedeutende Grössenzunahme bemerkbar macht, sind augenfällige Veränderungen an der Eizelle anfangs nicht wahrzunehmen. Das in der Nährzelle produzierte Nährmaterial wird nicht gleich an die Eizelle abgegeben, sondern vorläufig in der Zelle selbst aufgespeichert. Erst in einem gewissen Stadium (Fig. 40 folg.) setzt die nutritive Tätigkeit der Nährzelle ein, und von diesem Zeitpunkt ab beginnt das Wachstum der Eizelle. Betrachten wir nun die Eizelle kurz vor dem Beginn der Ernährung (Fig. 34), so sehen wir, dass auch hier der Kern den weitaus grössten Raum der Zellanlage einnimmt. Das Keimbläschen zeigt in diesem Stadium eine längliche, meistens ovale Form. Die Lage des Keimbläschens in der Eizelle ist so, dass es mit einer Breitseite vor der Verbindung zwischen Nähr- und Eizelle liegt, indem es sich der Nährzelle eng anlegt (Fig. 32 folg.). Man könnte aus dieser Lage auf eine Anteilnahme an der Zufuhr von Nährmaterial aus der Nährzelle schliessen und annehmen, dass zwischen Eikern und Nährzelle irgendwelche Beziehungen bestehen. Dieses ist jedoch nicht der Fall; denn die nutritive Tätigkeit der Nährzelle hat noch gar nicht begonnen,

und wir können im Gegenteil beobachten, dass, wenn die Zufuhr von Nährsubstanz einsetzt, das Keimbläschen seine Lage in auffallender Weise verändert, indem es allmählich an der plasmatischen Scheidewand zwischen Ei- und Nährzelle entlang rückt und schliesslich den Winkel ausfüllt, welcher durch diese Scheidewand und das Follikelepithel der Eizelle gebildet wird (Fig. 40—43). In dieser isolierten Lage bleibt das Keimbläschen während der ganzen Zeit der ernährenden Tätigkeit der Nährzelle liegen. Bei den Dytisciden hat Korschelt aus der eigentümlich gezackten Form, welche der dem Nährfach zugekehrte Rand des Keimbläschens zur Zeit der Nahrungszufuhr zeigt, auf eine Anteilnahme an der Ernährung, etwa durch Anziehung auf die Nährsubstanz, geschlossen. Das Keimbläschen von Forficula verhält sich zu dieser Zeit jedoch vollkommen indifferent, indem es immer die rundliche, scharf konturierte Form beibehält, und sich auch im Inneren keine bemerkenswerten Vorgänge abzuspielen scheinen.

Ebenso wie in der Nährzelle nimmt auch im Ei der Kern anfangs den grössten Raum ein. Das Plasma bildet um das Keimbläschen eine strukturlose Schicht, welche nach aussen durch einen zusammenhängenden Belag von Epithelzellen begrenzt wird. Kurz bevor nun die Nährzelle ihr grösstes Volumen erreicht hat, beginnt die Abgabe von Nährsubstanz an das Ei. Das Plasma der Nährzelle ist in diesem Stadium ganz von Nährmaterial erfüllt (Fig. 46), und man kann deutlich beobachten, wie das körnige Plasma durch die in der Scheidewand zwischen Ei- und Nährzelle gelegene Oeffnung in die Eizelle einströmt (Fig. 40 –43). Anfangs erscheint die körnige Substanz naturgemäss in der Umgebung der Verbindungsstelle, und gerade hier kann man häufig eine fluktuive Struktur im Plasma beobachten. Nach und nach wird das ganze Plasma der Eizelle mit Nährsubstanz erfüllt und gleichzeitig findet ein rapides Wachstum des Eies statt (Fig. 40 folg.). Ist die Eizelle ganz mit Nährsubstanz angefüllt, so beginnt an der Peripherie die Bildung kleiner, runder Körnchen. Es sind dieses die ersten Dotterkörnchen (Fig. 41).

An der Dotterbildung in den Eiern der Insekten können verschiedene Faktoren beteiligt sein. Eier ohne Nährzellen bilden den Dotter durch Umwandlung des Plasmas der Eizelle, sowie durch Abscheidungen der Epithelzellen. Nehmen aber Nährzellen an der Eibildung teil, so fällt ihnen der Hauptanteil an der Dotterbildung zu, und die Tätigkeit der anderen Zellelemente tritt in

dieser Hinsicht mehr oder weniger in den Hintergrund oder wird ganz unterdrückt. In bezug auf Forficula möchte ich nun die Teilnahme der Epithelzellen an der Bildung des Dotters sowie wie überhaupt an der Ernährung des Eies vollkommen in Abrede stellen; höchstens kann ihre Teilnahme an derselben nur eine minimale, für uns nicht wahrnehmbare sein, denn ich habe an meinen Präparaten niemals Erscheinungen feststellen können, welche auf eine nutritive Tätigkeit dieser Zellform schliessen liessen. Auch das Keimbläschen, welchem nach Will (60) bei Colymbetes und Dytiscus ein grosser Anteil an der Bildung des Ausgangsmaterials für den Dotter zufällt, tritt bei Forficula in dieser Beziehung fast ganz zurück. Wie wir p. 10, 11 gesehen haben, gibt der Kern der Eizelle schon zu Beginn der Entwicklung den Hauptteil seines trophischen Chromatins an das Plasma ab. Die ernährende Funktion des Eikernes ist damit zu Ende, und die Veränderungen, welche sich im Laufe der Entwicklung am Keimbläschen abspielen, sind ganz anderer Natur.

Den Hauptanteil an der Dotterbildung nimmt wie gesagt die Nährzelle. Die ersten Dotterkörnchen treten in der Eizelle auf, kurz nachdem die intensive Abgabe von Nährsubstanz seitens der Nährzelle begonnen hat (Fig. 41). Das Eiplasma ist in diesem Stadium angefüllt mit kleinen, sich dunkler färbenden Bröckchen, welche fortwährend durch die Oeffnung zwischen Ei- und Nährzelle einströmen. Die Umwandlung der Nährsubstanz zu Dotter geschieht zunächst ausschliesslich und später ganz vorzugsweise in der Eizelle selbst; erst bei vorgeschrittener Dotterbildung werden, wie ich p. 29, 30 bereits ausführte, auch schon in der Nährzelle Dotterkörner produziert und dem Ei in Gestalt kleiner, runder Körner zugeführt (Fig. 59).

Die Tatsache, dass in der Eizelle die Dotterbildung immer zuerst an der Peripherie auftritt, lässt sich vielleicht folgendermassen erklären: Durch die in der Scheidewand zwischen Ei- und Nährzelle mehr oder weniger zentral gelegene Oeffnung strömt fortwährend Nährsubstanz in das Ei ein. Die nachfolgende Masse drängt auf diese Weise die älteren Teile vor sich her, und so gelangen diese an die Peripherie der Eizelle. Auf ihrem Wege dorthin hat die Umwandlung zu Dotter schon begonnen, und an der Oberfläche angelangt bilden diese ältesten Teile der Nährsubstanz die ersten Dotterkörnchen. Allmählich rückt dann die Dotterbildung in das Innere vor, und die Vergrösserung der Körner

wird zum Teil wenigstens, wie es scheint, durch Verschmelzung der kleineren Dotterkörnchen bewirkt. Ich muss jedoch darauf hinweisen, dass ich der Grössenzunahme der Dottermolekel keine eingehende Beachtung gewidmet habe. Inzwischen hat auch im Inneren die Umwandlung begonnen, und das Ei wird so ganz mit Dotter angefüllt. Neben den grossen Dotterschollen treten auch noch Fettropfen auf, welche auf Schnitten, da das Fett durch die Behandlung mit Alkohol und Xylol entfernt ist, als Vacuolen erscheinen (Fig. 44, 45). Zwischen Dotter und Fettropfen bemerkt man anfangs noch mehr oder weniger ansehnliche Plasmareste; mit Zunahme des Dotters schwindet das Plasma bis auf ein zartes Netzwerk und die Dotterschollen werden immer kompakter, indem dieselben durch die enge Lagerung eine mehr polyedrische Form annehmen. In dem Stadium, wie es Fig. 45 zeigt, findet sich das Plasma nur noch in den kleinen Zwischenräumen, welche die einzelnen Dotterkörner zwischen einander lassen. Erst im reifen Ei tritt das Plasma als plasmatische Rindenschicht wieder deutlicher in die Erscheinung (Fig. 61, 62).

Die Epithelzellen.

Die Epithelzellen des Ovariums von Forficula gehen nach Heymons (29) aus den Mesodermzellen der Ursegmente des 6. und 7. Segmentes hervor, welche von den Genitalzellen auf der Wanderung von dem Orte ihrer Entstehung im hinteren Teile des Embryos nach vorne durchbrochen werden. Die Mesodermzellen legen sich bei der Durchbrechung den Geschlechtszellen eng an, indem sie sich gleichzeitig abplatten und bisweilen eine sichelförmige Form annehmen. Diese eigenartige, gebogene Gestalt behalten die Epithelzellen, wie aus Fig. 2 hervorgeht, auch in späteren Stadien noch bei. Besonders der schon bei der Beschreibung des Ovariums erwähnte Epithelpfropf und die die erste Anlage des Eileiters bildenden Zellen setzen sich aus dieser langgestreckten Zellform zusammen, während die zwischen den Geschlechtszellen eingelagerten Epithelzellen schon ihre ursprüngliche Gestalt verloren und sich mehr abgerundet haben (Fig. 2).

Da die Zellen des Endfadens ebenfalls, wie Heymons (29) gezeigt hat, aus den Mesodermzellen der Ursegmente gebildet werden, so erklärt sich durch diese gemeinsame Entstehungsweise die grosse Aehnlichkeit der Endfadenzellen mit den Epithelzellen. Die frühere, auf diese Aehnlichkeit gestützte Annahme, dass die

eine Zellform aus der anderen hervorgehe, ist somit irrig, vielmehr entstehen beide nebeneinander.

Der Kern, in welchem das Chromatin in kleinsten Körnchen verteilt ist, nimmt in den Epithelzellen den grössten Raum ein, so dass das Plasma nur wenig in die Erscheinung tritt. Nachdem die im Vergleich zu den Geschlechtszellen verhältnismässig kleinen Zellen an Grösse zugenommen haben, setzt eine Periode intensiver Vermehrung ein. Gleichzeitig macht sich dabei die Tendenz bemerkbar, eine Epithelschicht um die einzelnen Eianlagen zu bilden, indem die Epithelzellen sich an der Peripherie derselben lagern (Fig. 32 folg.). Man trifft dann hier häufig in mitotischer Teilung begriffene Epithelzellen und es fällt sofort auf, dass die Umlagerung um die Eizelle herum am dichtesten ist, während in der Umgebung der Nährzelle nur ganz vereinzelt Epithelzellen zu beobachten sind. Auch habe ich in dieser Region nie Teilungsfiguren angetroffen. Das Ei wird auf diese Weise im Gegensatz zur Nährzelle mit einer schützenden Hülle umgeben, welches Bestreben auch dadurch noch zum Ausdruck kommt, dass sich von beiden Seiten her Epithelzellen zwischen Ei- und Nährzelle bis an die plasmatische Verbindung einschieben und dadurch eine deutliche Abgrenzung beider Zellformen entsteht (Fig. 34 folg.). Während der längsten Periode der Eibildung stellen die Follikelzellen ein einschichtiges Epithel dar, dessen Elemente in mittleren Stadien (Fig. 41) am höchsten sind. Wenn aber das Volumen der Eizelle infolge reichlicher Nahrungszufuhr sich immer mehr steigert, gleichzeitig aber die Lebhaftigkeit der Zellvermehrung im Follikelepithel abnimmt und schliesslich ganz aufhört, nehmen die Epithelzellen an Höhe ab (Fig. 43), um gegen Schluss der Eibildung (Fig. 44, 45) zu einem Plattenepithel umgewandelt zu werden. Die letzten Phasen dieser Umwandlung stellen die im gleichen Maßstabe gezeichneten Fig. 60–62 dar, welche gleichzeitig eine ganz enorme Grössenabnahme der Epithelzellkerne demonstrieren.

Von den beiden Funktionen der Follikelzellen der Insekten kommt die erste, dem Ei Nährmaterial zuzuführen, bei Forficula anscheinend ganz in Wegfall. Zwar ist es möglich, da ich diesem Vorgang keine so spezielle Aufmerksamkeit geschenkt habe wie den Erscheinungen in der Nähr- und Eizelle, so dass mir aus diesem Grunde die Teilnahme des Follikelepithels an dem Ernährungsprozess entgangen ist. Immerhin könnte diese Teilnahme gegenüber dem Anteil, welchen die Nährzelle an der Bereitung

von Nährmaterial nimmt, kaum in Betracht kommen. Dagegen ist das Follikelepithel der Erzeuger des Chorions, welches in dem Moment aufzutreten beginnt, wenn das Ei sein Grössenwachstum vollendet hat (Fig. 60). Da mit dem Einsetzen der Chorionbildung bis zum Abschluss derselben (Fig. 62) ein rapider Schwund der Epithelzellkerne sich vollzieht, so ist wohl anzunehmen, dass diese in hervorragender Weise an der Chorionbildung beteiligt sind.

Zusammenstellung der Ergebnisse.

1. Die Oogonienteilungen finden bereits während des embryonalen Lebens innerhalb der Eihüllen statt.
2. Die Ovarialanlagen eben ausgeschlüpfter Larven enthalten neben Follikelzellen nur ein einheitliches Zellmaterial, die Oocyten, deren Kerne sich im Ruhezustande befinden.
3. Jede Oocyte macht eine einzelne Teilung durch, bei welcher das Chromatin in völlig gleicher Weise auf die Tochterzellen verteilt wird.
4. Da diese beiden Tochterzellen die Eizelle mit ihrer bei Forficula nur in der Einzahl vorhandenen Nährzelle darstellen, entspricht diese Oocytenteilung der Differentialmitose von Dytiscus und Colymbetes (Giardina, Günthert).
5. Ein der Eizelle zugeteiltes Plus an Chromatin kommt demnach bei Forficula nicht vor.
6. Vielmehr sind Ei- und Nährzelle nach ihrer Entstehung aus der Oocytenteilung einander zunächst völlig gleich (Fig. 11). Der verschiedene Charakter der beiden Elemente kommt erst infolge des ungleichen Verhaltens des Chromatins in beiden Zellen zum Ausdruck (Fig. 13, 26).
7. Während die Nährzelle ihr gesamtes von der Mutterzelle überkommenes Chromatin zunächst behält, stösst der Kern der zur Eizelle werdenden Tochterzelle frühzeitig den grössten Teil des Trophochromatins ab (Fig. 13—20).
8. Die Nährzelle enthält in ihrem Kern (Fig. 10—12, 22—30) das Chromatin zunächst in Gestalt von rundlichen Chromosomen (genau wie in der jüngsten Eizelle), welche aber sehr bald die Gestalt langer Fäden annehmen. Nachdem dieselben ein vorübergehendes Knäuelstadium gebildet haben, zerfällt

der Knäuelfaden in eine grosse Anzahl kleiner, gleichgrosser Chromatinkörner, welche sich eine lange Periode hindurch durch Zweiteilung resp. multiplen Zerfall vermehren und den stark wachsenden Nährzellkern mehr und mehr anfüllen. Diese Chromatinvermehrung führt zur Bildung von Dyaden, Tetraden und Polyaden. Gegen den Schluss der Tätigkeit der Nährzelle nimmt die Chromatinvermehrung im Kern noch andere Formen an, die schon in degenerative Prozesse überführen.

9. Die einzig vorhandene Nährzelle wächst von Anfang an viel lebhafter als die Eizelle, bis schliesslich infolge Substanzabgabe an das Ei das Umgekehrte eintritt, und gegen Schluss der Eibildung das Ei die Nährzelle an Grösse überwiegt.

10. Während der Wachstumsperiode der Nährzelle gibt der Kern derselben beständig Substanz an das Nährzellplasma ab. Dieser Vorgang wird dadurch bewirkt, dass ständig oberflächlich gelagerte Chromatinkörner des Kernes sich im Kernsaft unter chemischen Veränderungen lösen und dadurch die Kernoberfläche in plasmatische Substanz umwandeln. Da dieser Umwandlungsprozess des Chromatins nicht gleichzeitig an der gesamten Kernperipherie eintritt, sondern auf einzelne Stellen lokalisiert ist, kommt es zur Bildung von Buchten. Der ursprünglich runde Nährzellkern wird auf diese Weise in einen gelappten Kern übergeführt. Der Umwandlungsprozess verläuft im Prinzip ebenso, wie ihn Will am Keimbläschen von Colymbetes und Dytiscus geschildert hat.

11. Das in der Nährzelle unter Beteiligung des Kernes gebildete chromatinreiche Plasma wird der Eizelle zugeführt, welchem diese ihre starke Grössenzunahme in der zweiten Eibildungsperiode verdankt.

12. Gegen Schluss der Tätigkeit der Nährzelle können auch in ihr bereits Dotterkörner entstehen, welche dann ebenfalls ins Ei gelangen.

13. Auch die junge, eben aus der Oocytenteilung hervorgegangene Eizelle (Fig. 10, 11) besitzt ihr Chromatin in Form rundlicher Chromosomen, genau wie die junge Nährzelle. Jedoch

haben die Keimbläschenchromosomen ein ganz anderes Schicksal, als diejenigen der Nährzelle.

14. Zunächst stösst jedes Chromosom des Keimbläschens eine grosse Anzahl feinster Chromatinstäubchen ab (Diminuation), ohne sich hierbei jedoch ganz aufzulösen (Fig. 13, 14).
15. Die Chromatinstäubchen sammeln sich alle an der Keimbläschenoberfläche (Fig. 15, 16) an und gelangen als kontinuierliche Körnchenschicht nach Schwund der Membran des Keimbläschens in das Plasma, um hier gelöst zu werden. Darauf bildet sich nach innen von der abgestossenen Körnchenschicht ein neuer Keimbläschenkontur (Fig. 18—20).
16. Das vom Keimbläschen abgestossene Chromatin ist Trophochromatin, welches nun dem Plasmaleibe zu seinem Wachstum und als Ausgangsmaterial für die Dotterbildung zugute kommt.
17. Die nach dem Diminuationsvorgang übrig bleibenden Chromosomenreste des Keimbläschens vereinigen sich zu einem knolligen Nucleolus, welcher jetzt seiner Hauptmasse nach das Idiochromatin enthält.
18. Nach Abstossung der einen Chromatinschicht nimmt das Keimbläschen bei Forficula keinen weiteren, erkennbaren Anteil am Wachstum der Eizelle (im Gegensatz zu Colymbetes und Dytiscus). Ebenso ist das Wachstum des Keimbläschens während der ganzen Eibildung ein äusserst minimales (gleichfalls im Gegensatz zu den Schwimmkäfern).
19. Das Follikelepithel hat für die Ernährung des Eies bei Forficula keine oder jedenfalls keine erkennbare Bedeutung; seine wesentliche Aufgabe besteht in der Abscheidung des Chorions, bei welchem Vorgang auch die Epithelkerne beteiligt zu sein scheinen, da dieselben während der Bildung des Chorions bedeutend an Grösse abnehmen.

Nach Abschluss meiner Untersuchungen ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Will auch an dieser Stelle für die überaus liebenswürdige Weise, in welcher er die Arbeit förderte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Auch Herrn Prof. Dr. Spemann bin ich für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse zu herzlichem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Bergmann, W., Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., Bd. 73, 1902.
2. Bessels, Studien über die Entstehung der Sexualdrüsen bei Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.
3. Bonnevie, K., Ueber Chromatindiminuation bei Nematoden, in: Jena, Ztschr. Naturw., Bd. 36, 1901.
4. Boverie, Th., Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megaloceph. etc., in: S. B. Ges. Morphol. Physiol., München, Bd. 8.
5. Boverie, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
6. Brandt, A., Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
7. Brauns, F., Zur Biologie des gemeinen Ohrwurms (Forficula auricularia L.), in: Sitzungsber. u. Abhdl. d. naturf. Gesellsch., Rostock, Bd. 3, 1911.
8. Buchner, P., Das accessorische Chromosomen in Spermatogenese und Oogenese (Oogenese von Gryllus), in: Arch. Zellforsch., Bd. 3, 1909.
9. Claus, C., Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies, in: Z. wiss. Zool., Bd. 14, 1864.
10. Debaisieux, P., Les débuts de l'ovogénèse dans le Dytiscus marginalis, in: Cellule, tome 25.
11. Doflein, P., Die Eibildung bei Tubularia, in: Z. wiss. Zool., Bd. 63, 1897.
12. Driesch, H., Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere, in: Ergebn. Anat. Entw., Bd. 8, 1898.
13. Giardina, A., Origine dell' ovcite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Internat. Monatschr. Anat. Physiol., Bd. 18, 1901.
14. Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, in: Zool. Jahrb., Bd. 21, Anat., 1904.
15. Goldschmidt, R. und Popoff, M., Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle, in: Arch. Protistenkunde, Bd. 8, 1907.
16. Gross, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage, in: Z. wiss. Zool., Bd. 59, 1901.
17. Gross, J., Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums, in: Zool. Jahrb., Bd. 18, Anat., 1903.

18. Günthert, Th., Die Eibildung der Dytisciden, in: Zool. Jahrb., Bd. 30, Anat., 1910.

19. Haecker, V., Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, in: Zool. Jahrb., Bd. 5, Anat., 1892.

20. Haecker, V., Die Vorstadien der Eireifung, in: Arch. mikrosk. Anat., Bd. 45, 1895.

21. Haecker, V., Die Keimbahn von Cyclops, ibid., Bd. 49, 1897.

22. Haecker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.

23. Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles u. Allgemeines, in Z. wiss. Zool., Bd. 54, 1892.

24. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe, Jena 1898.

25. Hertwig, O., Allgemeine Biologie, Jena 1909.

26. Hertwig, R., Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen, in: S. B. Ges. Morphol. Physiol., München 1907.

27. Hertwig, R., Ueber Probleme der Zellenlehre, in: Arch. Zellf., Bd. 1, 1908.

28. Heymons, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L., in: Z. wiss. Zool., Bd. 53, 1891.

29. Heymons, R., Die Embryonalentwicklung von Dermapteren, Jena, 1895.

30. Jörgensen, M., Die Eibildung von Nephelis, in: Arch. Zellf., Bd. 2, 1908.

31. Korschelt, E., Ueber die Bildung des Chorions und der Micropylen bei den Insekteneiern, Zool. Ang., Jg. 7, 1884.

32. Korschelt, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien, in: Zool. Anz., 79, 8, 1885.

33. Korschelt, E., Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums, in: Z. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.

34. Korschelt, E., Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier, in: Z wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

35. Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Bd. 4, Sept., 1889.

36. Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil, Jena 1903.

37. Leuckart, R., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyenlarve, in: Arch. Naturg., Jg. 31, Bd. 1, 1865.

38. Lubbock, G., On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc., London, Bd. 149, 1859.

39. Ludwig, H., Die Eibildung im Tierreiche, in: Arb. zool.-zoot. Inst, Würzburg, Bd. 1, 1874.

40. Leydig, F., Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustand, in: Zool. Jahrb., Bd. 3, Anat., 1888.

41. Leydig, F., Der Eierstock und die Samentasche bei den Insekten, in: Nova Acta, Bd. 33.

42. Marshall, Wm. S., Contributions towards the Embry logy and Anatomy of Polistes pallipes.
II. The early history of the cellular elements of the Ovary, in: Z. wiss. Zool., Bd. 86, 1907.

43. Marshall, The early history of the cellular elements of the ovary of a Phryganid, Platophylax designatus Walk, in: Z. wiss. Zool., Bd. 86, 1907.

44. Metschnikow, E., Embryologische Studien an Insekten, in: Z. wiss. Zool., Bd. 14.

45. Meyer, H., Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtsteile bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Bd. 1, 1849.

46. Mollison, Th., Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von Melolontha vulgaris, in: Z. wiss. Zool., Bd. 77, 1904.

47. Moroff, Th., Oogenetische Studien, in: Arch. Zellf., Bd. 2, 1908.

48. Nordenskiöld, E., Zur Ovogenese von Ixodes rechevius, in: Zool. Anz., Bd. 35.

49. Paulcke, W., Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin, in: Zool. Jahrb., Bd. 14, Anat., 1900.

50. Popoff, M., Die Eibildung bei Paludina vevipara und Chromidien bei Paludina und Helix, in: Arch. mikrosk. Ant., Bd. 70, 1907.

51. Reuter, E., Ueber die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis graminum. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung, in: Festschr. Palmèn, Helsingfors 1907.

52. Sabatier, A., Sur la morphologie de l'ovaire chez les Insects, in: C. R. Acad. Sc., Paris, Bd. 102.

53. Schleip, W., Die Reifung des Eies von Rhodites rosae L., in: Zool. Anz., Bd. 35, 1909.

54. Schneider, A., Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zool. Beitr., Bd. 1, 1883.

55. Schneider, A., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, ibid., Bd. 1, 1885.

56. Stein, F., Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, Berlin 1847.

57. Stitz, Ph., Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren, in: Zool. Jahrb., Anat., Bd. 24, 1907.

58. Tichomiroff, A., Bau der Sexualdrüsen und Entwicklung der Sexualprodukte bei Bombyx mori, in: Zool. Anz., Bd. 3, 1880.

59. Will, L., Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von Nepa cinerea L. und Notonecta glauca L., in: Z. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

60. Will, L., Oogenetische Studien, ibid., Bd. 43, 1886.

61. Woltereck, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies, in: Z. wiss. Zool., Bd. 64, 1898.

62. Zweiger, H., Die Spermatogenese von Forficula auricularia, in: Z. wiss. Zool., Bd. 73, 1902.

Figurenerklärung zu Tafel III—VI.

Alle Figuren wurden unter Benutzung eines Zeiss'schen Mikroskops mit dem Zeichenprisma ausgeführt und zwar die jüngeren Stadien (Fig. 2, 4—31), sowie die Vorgänge am Nährzellkern (Figg. 47—58b) bei Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsocular 12. Bei Figg. 32 u. 33a kam dieselbe Immersion mit Kompensationsocular 4 zur Anwendung. Die Uebersichtsbilder Figg. 33b—45 wurden mit Zeiss Obj. CC und zwar die jüngeren Stadien Figg. 33b—42a mit Ocul. 4, die älteren Figg. 42b—45 mit Ocul. 2 entworfen. Bei der Reproduktion erfuhren sämtliche Figuren eine gleichmässige Verkleinerung im Verhältnis von 7 : 6. Die eingeklammerten Zahlen hinter den Figurennummern beziehen sich auf die Figurennummern der Uebersichtsbilder und dienen zur Bezeichnung der Altersstufe.

Tafel III.

Fig. 1. Ovarium von Forficula auricularia L. Nur der eine Eileiter mit den Eiröhren wurde ausgeführt. (Text p. 4).

Fig. 2. Ovarialanlage einer 3 Wochen alten Larve. ov Ovocyten, ef Endfaden, ek Endkammer, epz Epithelzellen, p Peritonealhülle des Ovariums, el Eileiteranlage. Zeiss Apochr.-Imm. 2 mm, Komp-Oc. 12.

Fig. 3. Eiröhre eines ausgewachsenen Tieres kurz nach der letzten Häutung. ef Endfaden, ez Eizelle, nz Nährzelle, epz Epithelzelle, el Eileiterwandung, p Peritonealhülle.

Fig. 4. Ovocytengruppe aus einer Ovarialanlage vom Alter der Fig. 2. Zeiss Apochr.-Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 12.

Fig. 5—7. Vorbereitungsstadien der Ovocyten zur Differentialmitose. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 8—9. Differentialmitose der Ovocyten. Gleiche Vergrösserung.

Fig. 10. 11. Ovocyten unmittelbar nach der Differentialmitose. Gleiche Vergrösserung.

Fig. 12. Differenzierung der Ovocyten in Eizellen (ez) und Nährzellen (nz). Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 13—21. Differenzierung der Ovocyten zur Eizelle. Alle Figuren mit derselben Vergrösserung.

Fig. 22—30. Differenzierung der Ovocyten zur Nährzelle. Alle Figuren mit derselben Vergrösserung.

Tafel IV.

Fig. 31. Stück einer Nährzelle, die etwas älter wie die in Fig. 30 (Taf. III) gezeichnete ist. Chromatinkörner teils einzeln, teils in Dyaden (D) oder

Tetraden (T) angeordnet. (Die Hinweisungslinien wurden bei der Reproduktion zum Teil fehlerhaft geführt.) Der nucleolusartige Körper aus einer Zusammenhäufung von Chromatinkörnchen bestehend. Zeiss Apochr.-Imm. 2 mm, Ocul. 12.

Fig. 32—44. Eifächer mit zugehöriger Nährzelle. Uebersichtsbilder über die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien bis zum fast völligen Schwunde der Nährzelle. Die Aufeinanderfolge der Stadien musste wegen der bedeutenden Grössenzunahme in drei mit verschiedenen Vergrösserungen gezeichnete Serien zerlegt werden: Fig. 32—33a mit Apochr.-Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4; Fig. 33b—42a mit Zeiss Obj. CC Oc. 4; Fig. 42b—44 mit Zeiss Obj. CC Oc. 2. Um die Verbindung der drei Serien zu ermöglichen, wurde das Endglied jeder Serie noch einmal mit der Vergrösserung der nächsten Serie, also Fig. 33a noch einmal in 33b, Fig. 42a noch einmal in 42b wiedergegeben. Die Fig. 45 auf Taf. V bildet das Endglied der letzten Serie.

Tafel V.

Fig. 45. Eiröhre mit fast reifem Ei, das bereits durch das Follikelepithel ganz von der Nährzelle abgetrennt ist. Letztere hat ihre Aufgabe erfüllt und nimmt nur noch einen unbedeutenden Teil des ganzen Eifaches ein. Nur das untere Ei jeder Eiröhre gelangt zur Ablage, die darüber gelegenen Eianlagen verfallen sämtlich der Atrophie, wenn nicht der Tod der Mutter früher eintritt. Die Figur bildet das Endglied der auf voriger Tafel gezeichneten Serie von Uebersichtsbildern. Zeiss Obj. CC Oc. 2.

Fig. 46. Uebergangsstelle zwischen Ei- und Nährfach, die die Plasmabrücke zwischen beiden zeigt. Zeiss Apochr.-Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4.

Fig. 47. Eizelle mit einem Teil der zugehörigen Nährzelle. Kern der letzteren nur teilweise ausgeführt. Zeiss Apochr.-Imm. 2 mm. Komp.-Oc. 12.

Fig. 48 (Stad. Fig. 35). Stück eines Nährzellkerns. Kernmembran geschwunden. Beginn der Chromatinabgabe an das Plasma. Apochr.-Imm. 2. Komp.-Oc. 12.

Fig. 49 (Stad. Fig. 35). Teil eines Nährzellkerns mit Tetraden (T) und Dyaden (D). Chromatinabgabe an das Plasma. Gleiche Vergrösserung.

Fig. 50—52 (Stad. Fig. 36). Teile des Nährzellkerns (K) in Umgebung einer Kernbucht. Dyaden, Tetraden. Chromatinabgabe an das Plasma (P). Gleiche Vergrösserung.

Fig. 53 (Stad. Fig. 37). Teil einer Nährzelle mit Kernbucht. Beginn der Polyadenbildung im Kern. Chromatinabgabe. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 54 (Stad. Fig. 39). Stück einer Nährzelle mit vorgeschrittener Polyadenbildung. Chromatinabgabe. Gleiche Vergrösserung.

Tafel VI.

Fig. 55a u. b (Stad. Fig. 41). Teile eines gelappten Nährzellkerns mit Verklumpung (Verquellung) der Chromatinfiguren. Zeiss Apochr.-Imm. 2 mm. Komp.-Oc. 18.

Fig. 56 (Stad. Fig. 42a, b). Stück eines Nährzellkerns mit angrenzendem Plasma. Aus den verquollenen Chromatinfiguren der letzten Abbildung sind rundliche Chromatinballen entstanden. Kerngerüst frei von Chromatin. Gleiche Vergrösserung.

Fig. 57—58b. Letzte Phase der Chromatinabgabe der Nährzellkerne.

Fig. 57 (Stad. Fig. 43). Eine Chromatinkugel löst sich in zahlreiche winzige Körnchen auf. Gleiche Vergrösserung.

Fig. 58 (Stad. 44). Die abgegebenen Körnchen gleiten auf dem Kerngerüst zur Peripherie. Gleiche Vergrösserung.

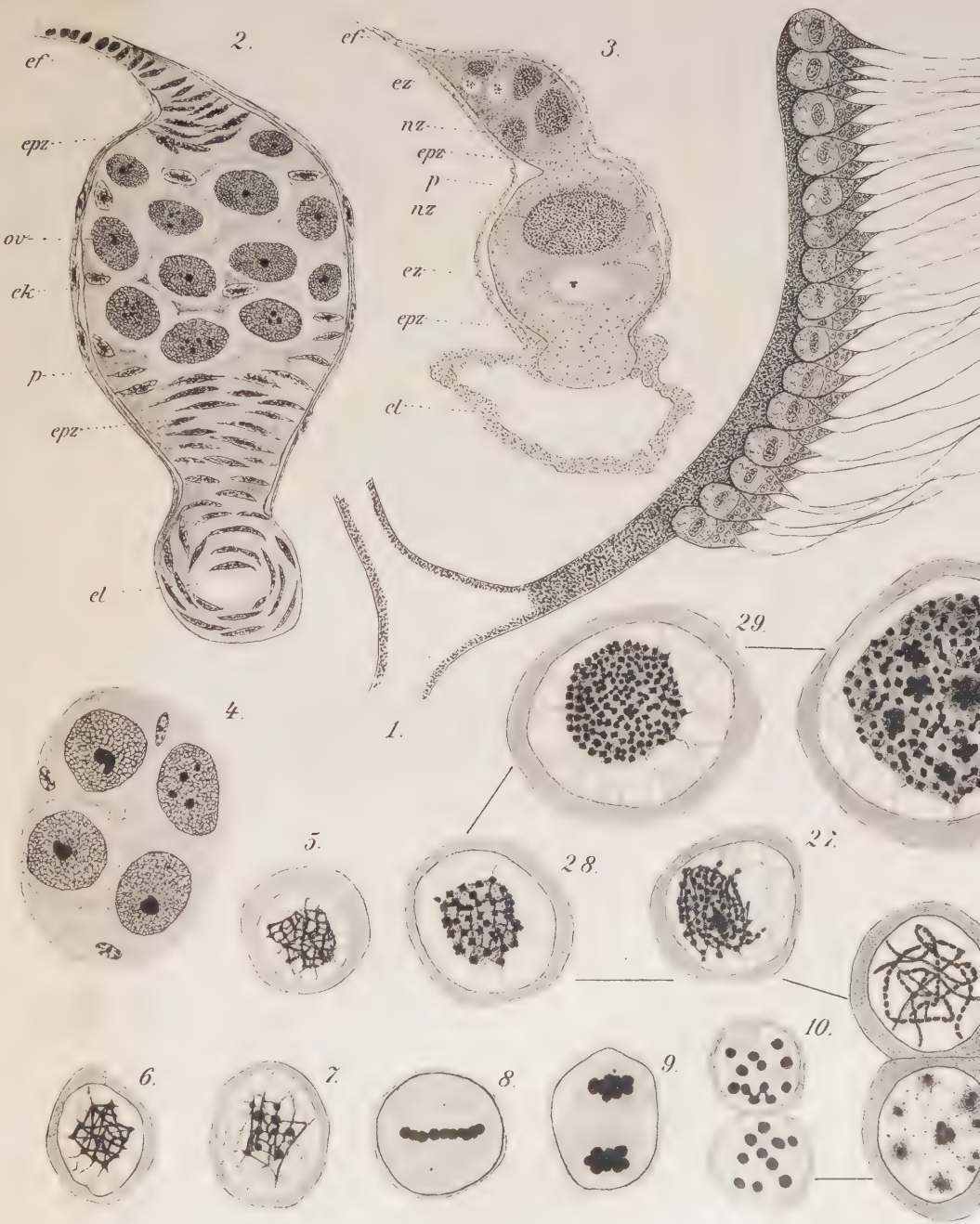
Fig. 58a u. b. Die grossen Chromatinballen geben grössere Kügelchen ab, welche sich in der Uebergangszone zwischen Kern und Plasma anhäufen. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 59 (Stad. Fig. 44). Bildung kleiner Dotterkügelchen im Plasma der Nährzelle und Uebertritt derselben durch die Plasmaverbindung in die Eizelle. Die Figur wurde versehentlich umgekehrt orientiert, so dass die Nährzelle unten, das angrenzende Stück Eiplasma oben liegt. Die Grenze zwischen beiden wird durch einen schmalen Strang von Follikelepithel bezeichnet, das in der Mitte, also an der Stelle der Plasmaverbindung fehlt. Zeiss. Apochr.-Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4.

Fig. 60—62. Oberflächenpartie von reifen oder fast reifen Eiern mit verschieden fortgeschrittener Chorionbildung. Auffallend ist die rasche Rückbildung der Follikelzellen im Verlauf der Chorionbildung. Apochr.-Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 12.

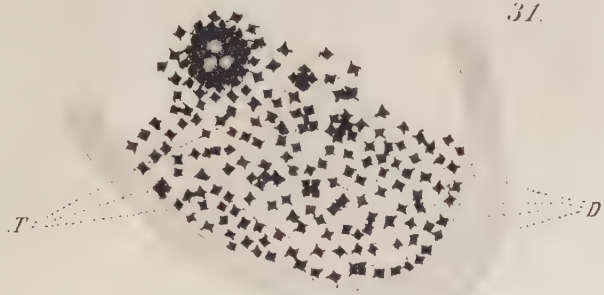
Lebenslauf.

Ich, Friedrich Wilhelm Heinrich Brauns, wurde am 21. Mai 1879 in Hannover geboren. Ostern 1901 bestand ich die Reifeprüfung am Andreas-Realgymnasium zu Hildesheim und studierte an der Technischen Hochschule zu Hannover und der Universität Rostock Naturwissenschaften. Im Jahre 1905/06 genügte ich meiner Militärpflicht im 2. hannoverschen Feldartillerie-Regiment No. 26 in Verden.


2.
ef
epz
ov
ek
p
epz
cl
3.
ef
ez
nz
epz
p
nz
ez
epz
cl
1.
29.
4.
5.
28.
27.
10.
6.
7.
8.
9.

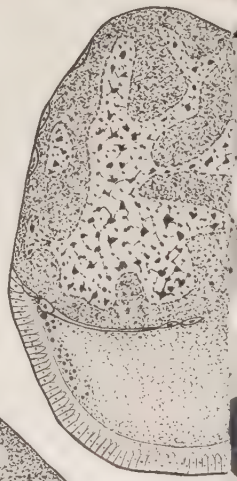
F. Brauns. gez

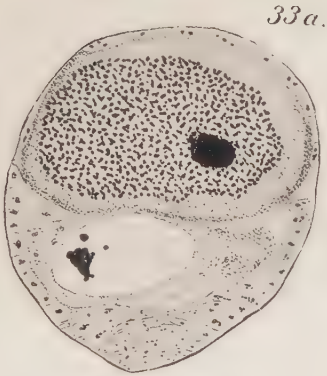
11.
21.
12.
20.
22.
ez
nz
30.
23.
19.
18
25.
24
14.
15.
16.
17.
13.

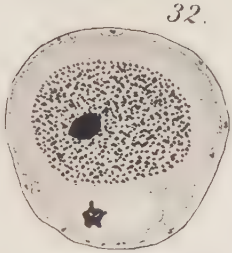

31.
T
D

34.

33b.



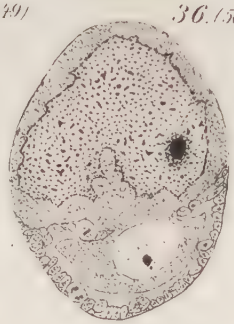

33a.


32.

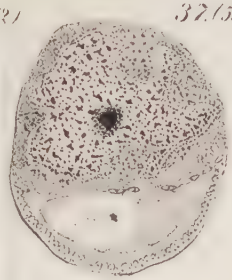
42a. (56)

42b. (56)

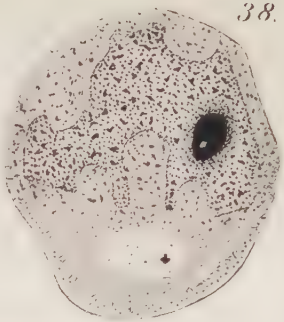
35.(48.49)



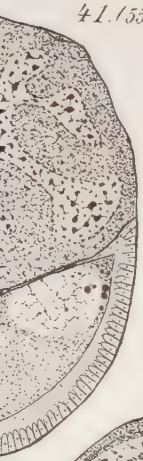
36.(50.52)



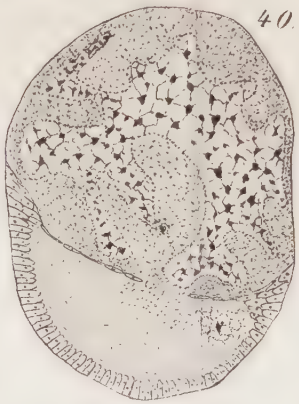
37.(53)



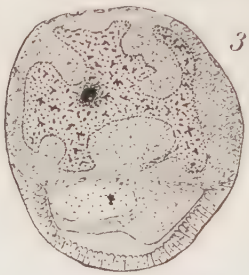
38.



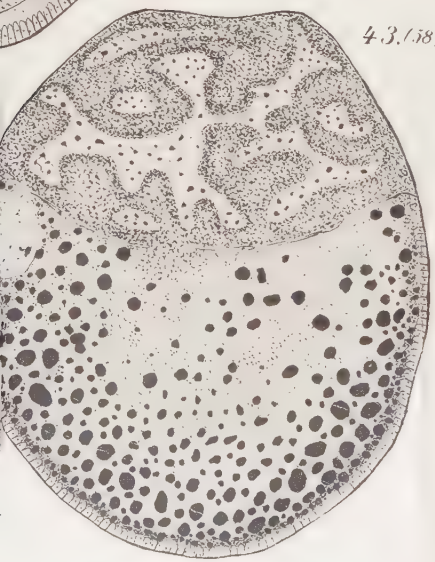
41.(55)



40.



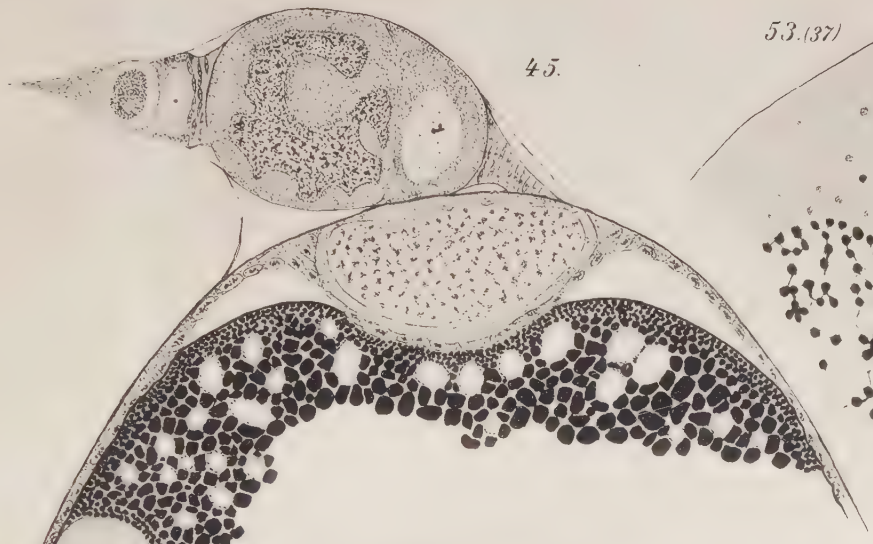
39.



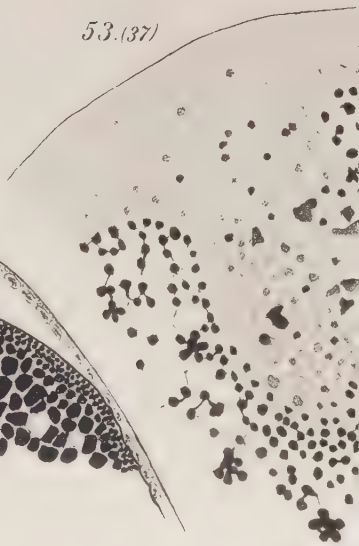
43.(58)

44.(57)

Lichtdruck v. C. G. Röder G. m. b. H. Leipzig



45.

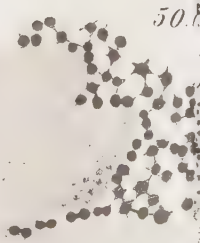


53. (37)

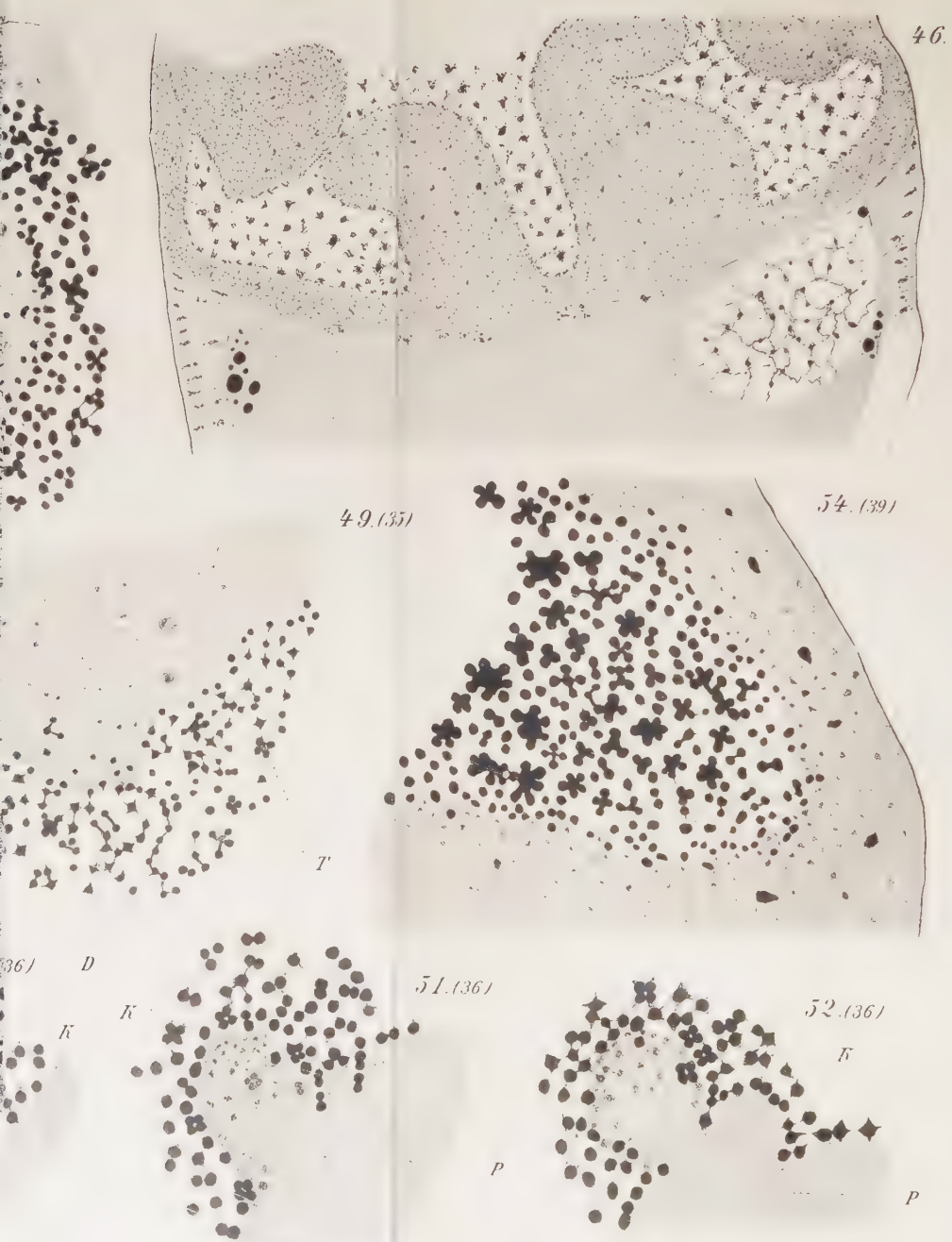
48. (35)

47.

P



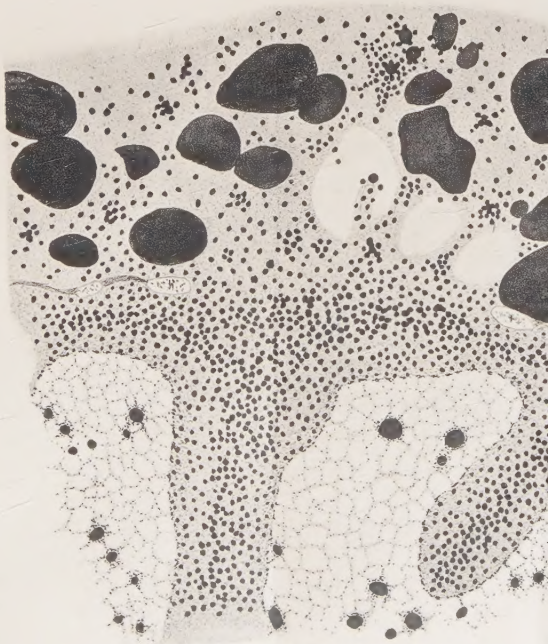
50.


46.
49.(35)
54.(39)
T
(36)
D
K
K
51.(36)
52.(36)
K
P
P

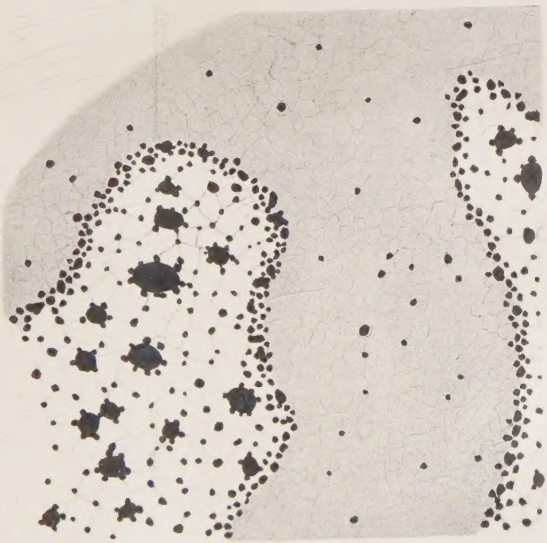
56. (42 a, b)

57. (43)

59. (44)

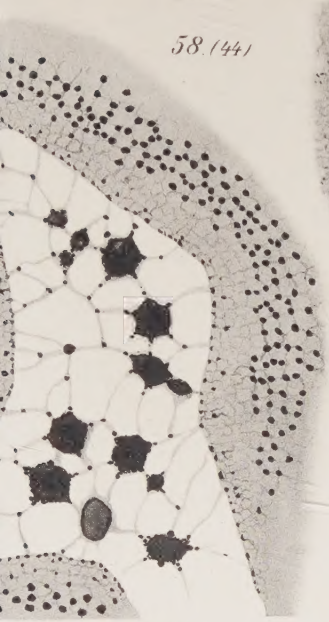


58b.

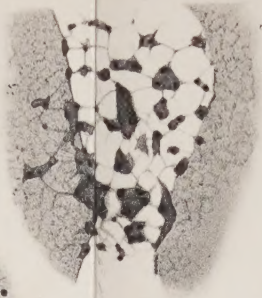


F. Brauns, gez.

58. (44)

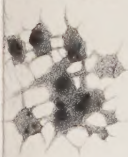


55b. (41)

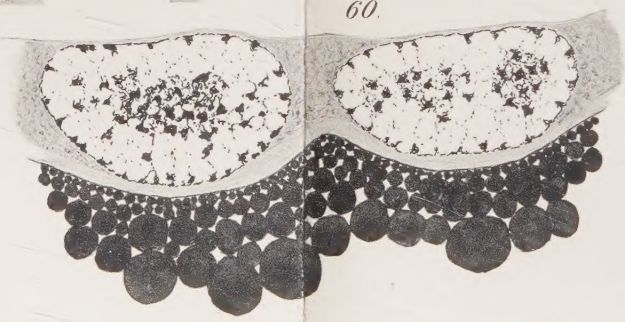


58a.

55a. (41)

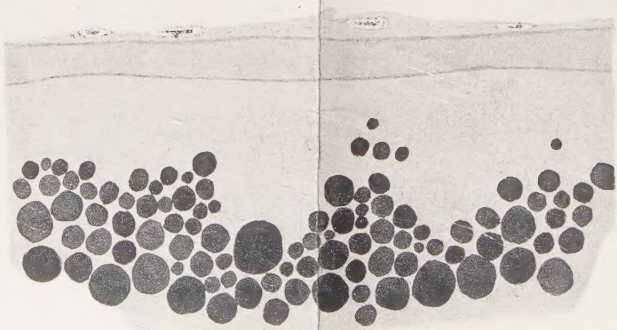


60.



61.

62.



Lichtdruck v. C. G. Roder, G. m. b. H., Leipzig.